La historia de los eventos de especiación-ramificación es un elemento central de esta escuela taxonómica.

Algunas ideas de la Teoría Sistemática contemporánea: conceptos en cladismo

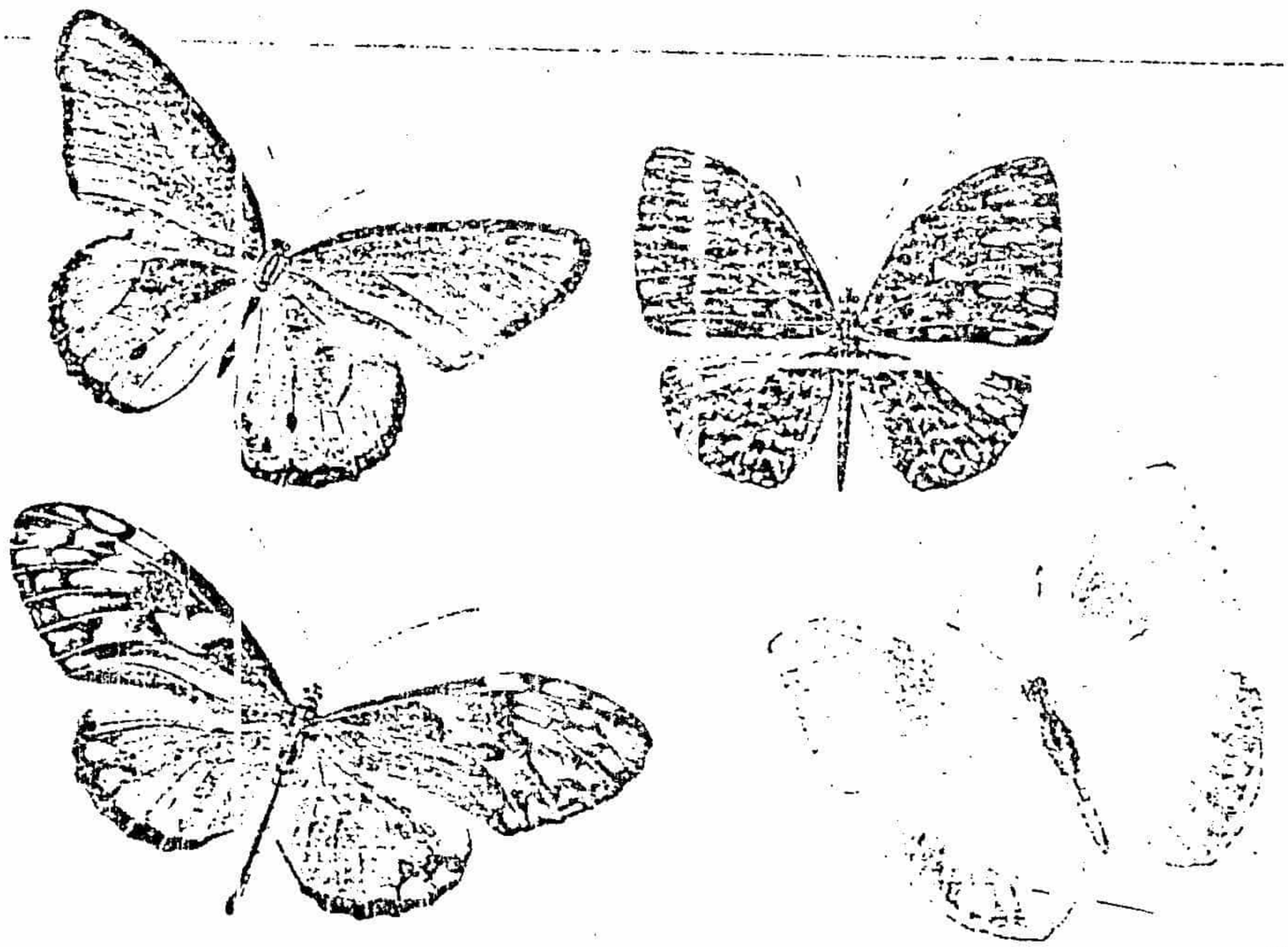
JORGE LLORENTE BOUSQUETS *

INTRODUCCION

En todo campo de conocimiento científico especializado es frecuente adoptar una terminología propia; en la Teoría Taxonómica Cladista se han inventado palabras para conceptos que se han precisado de acuerdo al debate científico de las dos últimas décadas. Será por ello necesario ir definiendo el significado de algunas expresiones a lo largo de este trabajo. Lo primero que es preciso aclarar antes de iniciar este escrito atañe al título, particularmente a la extraña palabra cladismo; este término circunscribe a aquellos seguidores de la Teoría sobre la Reconstrucción de la Historia Evolutiva (Filogenia), sustentada en el pensamiento y obras del entomólogo alemán Willie Hennig. El término tiene sus raíces en la palabra clado que significa literalmente *rama*, esto es, un grupo monofilético superior o natural (un ancestro con todos sus descendientes).

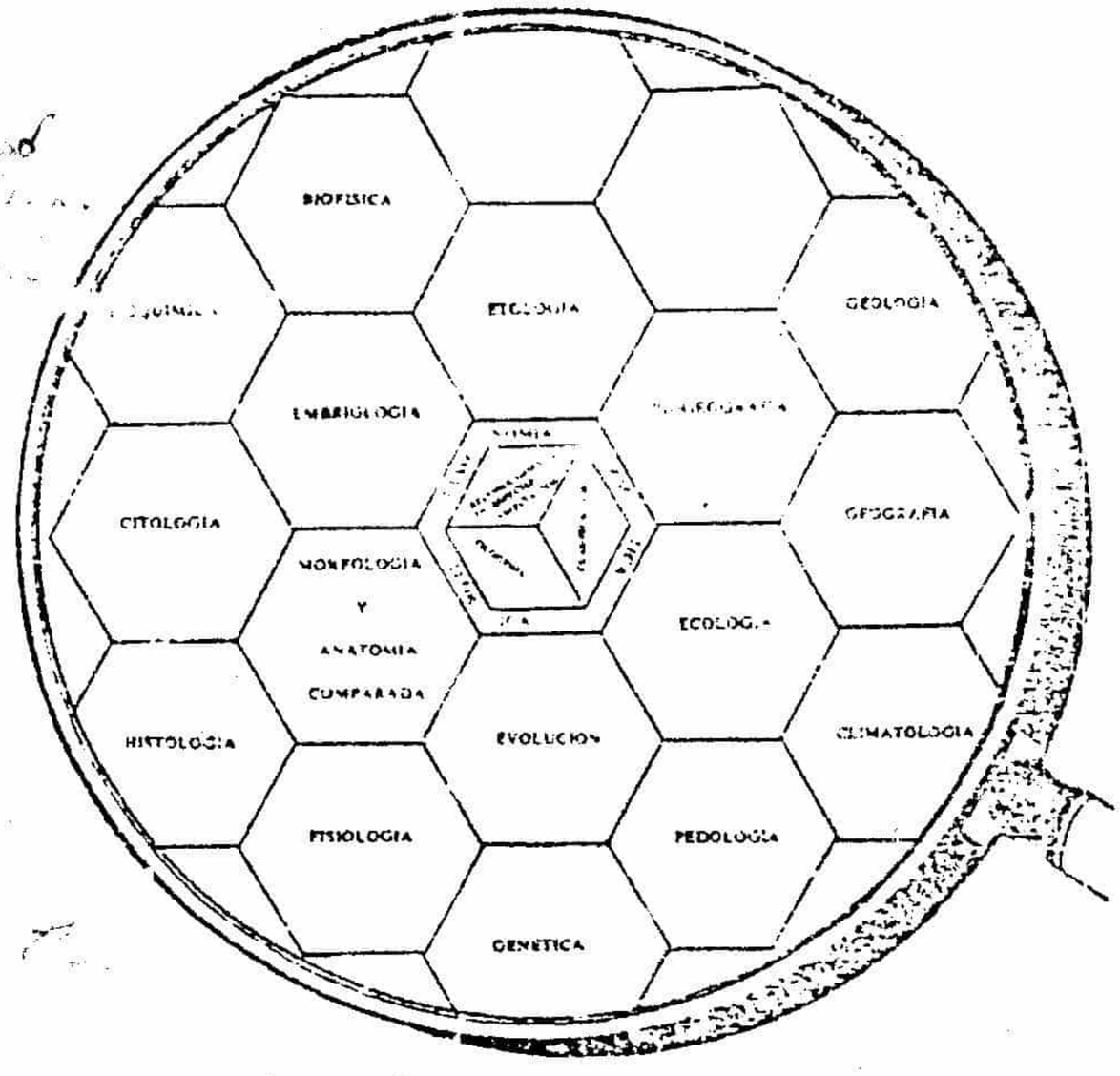
Ese conjunto de cladistas o seguidores de Hennig, también son llamados filogenetistas o hennigianos, pero a veces han recibido el nombre de genealogistas (Holmes, 1980). Según Wiley (1981) fue Mayr (1969) quien acuñó los términos *cladística* y *cladistas*, pero Wiley no está de acuerdo con ello pues implicaría que los cladistas tienen una preocupación básica sobre el patrón de ramificación y poco énfasis sobre los caracteres. Desde luego, la evolución de los caracteres permite la reconstrucción de filogenias y parece haber una controversia real sobre quién es y quién no es un cladista (Hull, 1980).

El Cladismo o escuela taxonómica cladista, aunque no todos sus miembros conforman un conjunto que sea monolítico, ni siguen ni han seguido ortodoxa y estrictamente las ideas y los conceptos de Hennig, en esencia enfatizan o ponderan el valor fundamental de la cladogénesis (historia de los eventos de especiación-ramificación) y dan un lugar secunda-



* *Profesor del Departamento de Biología, Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera," Facultad de Ciencias, UNAM.*

rio a otros componentes de la filogenia que están más relacionados con la anagénesis, éstos son: la Polaridad Evolutiva (dirección de cambio), las relaciones patrísticas o divergencia evolutiva (cantidad relativa de cambio), la cronología de la historia evolutiva de los organismos basada en el registro fósil y, otro componente más, la diversificación en nuevos ambientes siguiendo una radiación evolutiva. Los cladistas aceptan la evolución filética o anagénesis, pero rechazan a la especiación filética por ser artificial e insisten que en la reconstruccion filogenética, para probar monofilia en un grupo taxonómico superior, basta con demostrar —como condición necesaria y suficiente— la posesión de un tipo de homólogos denominados sinapomorfías o caracteres derivados compartidos, ya que estos caracteres son los únicos que son resultado de ancestría común inmediata, por lo cual sólo los grupos hermanos descendientes lo comparten con su ancestro.



Cuadro 1. La taxonomía: sus tres disciplinas principales y ciencias que están más íntimamente relacionadas (Modificado de Udvardy, 1969. Dynamic Zoogeography. Van Nostrand Reinhold).

La idea básica de Hennig la podría sintetizar en el siguiente párrafo: las relaciones que permiten la cohesión de organismos y especies, vivientes y extintas, son relaciones genealógicas; otros tipos de relación (i.e. fenotípica y genética) son fenómenos correlacionados con la descendencia genealógica con modificación y, por ende, son mejor entendidos dentro de ese contexto. La similitud cual sea ésta, por sí sola, no nos puede permitir el establecimiento de relaciones filogenéticas (genealógicas). Los caracteres deben ser interpretados a la luz de la evolución y sólo algunos de ellos son susceptibles de ser utilizados para la determinación de ancestría común, esto es, monofilia a través de homólogos sinapomórficos. Las relaciones genealógicas pueden descubrirse al investigar caracteres particulares que documenten tales relaciones y la mejor clasificacion general de organismos es aquella que refleja exactamente las relaciones genealógicas entre ellos.

Aparte del cladismo existen otras dos escuelas contemporáneas en Sistemática: 1. Escuela Numericista, Feneticista o Neoadansoniana y 2. Escuela Evolucionista, Tradicional, Filista o Gradista. Cada una de las dos escuelas comprende supuestos metodológicos y conceptuales diferentes, pero el interés aquí no es contrastarlos en toda su extensión.

En este escrito he intentado resumir, entre otros aspectos, varios de los puntos importantes que son citados en un texto más o menos popular sobre Sistemática Cladista, publicado por Wiley (1981); en lo sucesivo me referiré a menudo a éste. Para propósitos de una mejor comprensión, creo necesario reconocer los tres campos principales de estudio de la Sistemática o Taxonomía, éstos son: 1) Reconocimiento de Especies y Especiación: esencialmente modos y modelos, no de mecanismos que es propiamente el campo de la genética y la ecología evolutiva organísmica; 2) Filogenia o Historia Evolutiva, incluyendo los diversos componentes que en párrafos previos se enumeraron; 3) Clasificación. Estoy de acuerdo con Ross (1974) en que hay dos conjuntos de tareas imbricadas y complementarias, difíciles de definir y separar, que nos permiten el estudio y la clasificación de la diversidad organísmica de lo vivo.

Para varios autores estas tareas se enmarcan dentro de la Sistemática y la Taxonomía; sin embargo, son términos que se han usado con muy diversas connotaciones, incluso algunas son opuestas de un autor a otro o son muy distintas a la acepción original. Siguiendo a Ross *op. cit.*, estos términos han *sido pervertidos*, por ello opino que ambos podrían usarse indistintamente.

Otros términos han venido a confundir aún más *v.gr.* Biosistemática, Quimiotaxonomía, etc., que no son escuelas distintas en taxonomía a las ya citadas, sino que sólo son términos vestigiales de los que Huxley (1940) llamó la Nueva Sistemática; que en buena parte ponderaba; no métodos de análisis, sino más bien fuentes de caracteres para el análisis.

Sólo por dar algunas acepciones más modernas cito a Wiley (1981), quien define a la Sistemática Biológica como el estudio de la diversidad organísmica, en cuanto esa diversidad es relevante a alguna clase de relaciones especificadas, que se piense existen entre poblaciones, especies o taxa superiores; para este autor, la Taxonomía es la teoría y la práctica de la descripción de la diversidad de los organismos y el ordenamiento de esta diversidad dentro de un sistema de palabras que expresan la información referente a la clase de relaciones entre los organismos que el investigador piensa que es relevante.

ESPECIES Y ESPECIACION

Existen dos conceptos importantes en la Sistemática Cladista propuestos por Hennig desde 1950, éstos son: la holomorfología y el semaforonte. La holomorfología de un organismo es el espectro total de caracteres exhibidos por el organismo durante su tiempo de vida; la holomorfología de una especie es el espectro total de las holomorfologías de

Cuadro 2

ESCUELAS SISTEMATICAS CONTEMPORANEAS
Tomado de Johnson y Quinter 1983 *Jour. Res. Lep.21(4)*:259

RASGOS	*EVOLUTIVA*	*FENETICA*	*FILOGENETICA*
1. Método General de agrupamiento de taxa	Similitud Pesada	Similitud sin pesar	Caracteres derivados compartidos (sinapomorfias)
2. Importancia de la filogenia en la clasificación	Expresa divergencia y otros componentes de la filogenia	Utilidad y conveniencia	Expresa genealogías Hipotéticas
3. Diagrama de ramificación (dendrograma)	árbol evolutivo (filograma)	Fenograma	Cladograma
4. Punto de vista sobre la monofilia	los taxa no deben ser necesariamente monofiléticos	La filogenia es irrelevante como criterio de agrupamiento	los taxa deben ser estrictamente monofiléticos
5. Punto de vista sobre la subespecie y compatibilidad reproductiva	relevante	relevante	irrelevante
6. Período de tiempo	1940	1960	1970

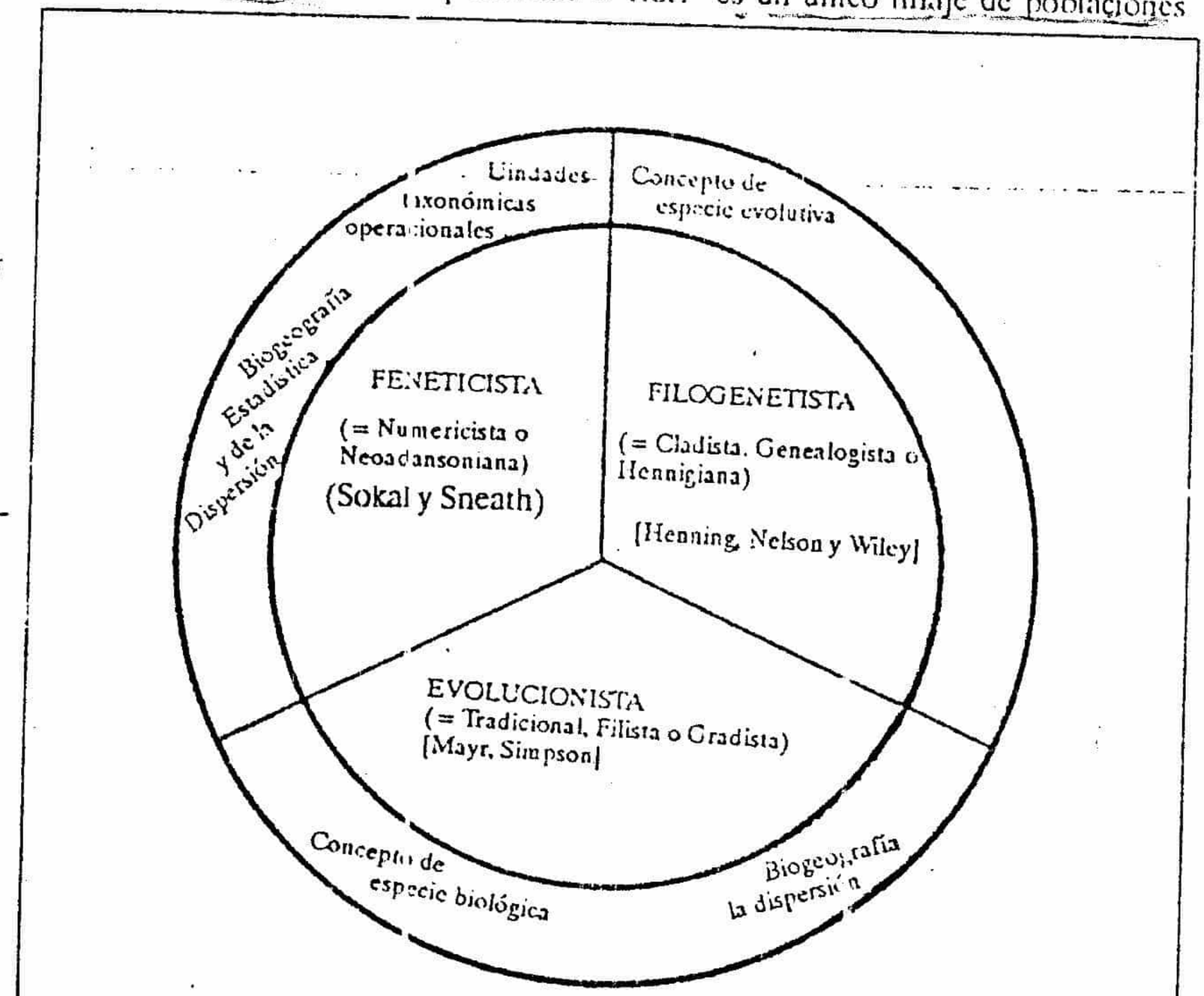
los individuos que comprenden la especie. Semaforonte o el epifenotipo de un organismo es su morfología en algún tiempo particular en que es inspeccionado durante su vida; epifenotipo implica el resultado de un arreglo de fenómenos genéticos y ontogenéticos. En el cladismo, la unidad de estudio en Sistemática no es el individuo sino el semaforonte; los semaforontes están concectados en el individuo por relaciones ontogenéticas, son estas relaciones las que nos permiten enlazar los aparentemente distintos semaforontes que componen un ciclo vital de cualquier individuo v.gr. huevo, oruga, crisálida e imago en una determinada especie de mariposa. Los individuos de una población pueden estar cohesionados por relaciones tocogenéticas o reproductivas y tanto las poblaciones como las especies están relacionadas filogenéticamente (Hennig, 1968; Ross, 1974 y Wiley, 1981). Hennig *op. cit.* destacó que las nuevas especies se originan al producirse hiatos en las relaciones tocogenéticas.

Para abordar el concepto de especie hay que reconocer su connotación dual: como un grupo de organismos que ocurre naturalmente y que comprende una unidad básica de evolución y como categoría dentro de la jerarquía linneana, la cual es gobernada por varias reglas de nomenclatura; pero el concepto de especie como entidad evolutiva toma preferencia sobre la especie como entidad taxonómica y el formalismo de la taxonomía debe subordinarse a las demandas de la evolución. Sólo así una especie es una unidad real y discreta de la naturaleza que puede ser objetivamente estudiada, entendida y sus propiedades ser comunicadas. (Cuadro 1)

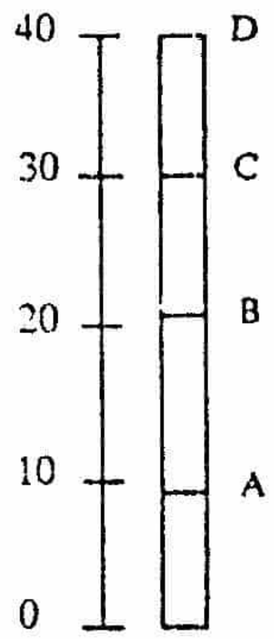
El concepto de especie biológica es el más popular de los conceptos de especie modernos; el mismo Hennig lo aceptó así. Mayr la definió sucintamente como "grupo de poblaciones naturales entrecruzables que están reproductivamente aisladas de otros grupos", anecdóticamente este concepto tiene raíces en una observación antigua de los botánicos Cesalpinio y John Ray que se deriva de *lo similar produce lo similar* . Un concepto de especie debe proveer de un lenguaje común básico a aquellos interesados en la Sistemática por un lado y quienes están interesados en fenómenos tales como especiación e interacción de especies por el otro. Parece ser que es el concepto de especie evolutiva el que nos suministra el mejor enlace entre la Sistemática y la Evolución; este concepto de especie es el de mayor generalidad en la Biología.

El concepto de especie biológica tiene aplicación básicamente en aquellas especies que manifiestan sexualidad, esto es, sólo incluye a un subgrupo de los seres vivientes; la cohesión de los miembros de una especie no se da única y exclusivamente por el flujo de genes, que es lo que asume la especie biológica. El fenómeno de ancestría-descendencia con modificación es de mayor universalidad en la biología que el de sexualidad; por ende, es de esperar que una unidad de mayor aplicación en biología recoja e incluya los aspectos más generales, reconociendo el carácter evolutivo de las especies a través de un concepto de linaje.

El concepto de especie evolutiva propuesto por Simpson (1961) y modificado por Wiley (1978, 1981) destaca lo anterior: "es un único linaje de poblaciones



Cuadro 3. Escuelas en taxonomía Biológica Contemporánea. En el círculo interno, entre paréntesis otros términos sinónimos y, entre corchetes, los proponentes más importantes. En el círculo externo el concepto de especie o unidad que siguen y escuelas en Biogeografía.



Cuadro 4. Ejemplo de especiación alocrónica de Mayr (1949), el eje tiempo está en miles de años y se muestra a la izquierda, las letras son especies (tomado de Wiley, E. 1981, pp. 39). Estos casos de especiación filética o producción secuencial de especies no son aceptados por la sistemática cladista (ver texto).

ancestro-descendientes que mantiene su identidad de otros linajes y tiene sus propias tendencias evolutivas y destino histórico. Linaje significa uno o una serie de demos que comparten una historia común de descendencia no compartida por otros demos. Identidad es una cualidad que una entidad posee como producto de su origen y su capacidad para permanecer distinta de otras entidades".

En especies sexuales esta identidad se manifiesta, en gran parte, en los sistemas de reconocimiento intra e interespecífico, éstos son los mecanismos de aislamiento; para una información de ellos el trabajo de Mayr (1969) es un buen resumen. En especies asexuales la identidad se manifiesta en términos de similitud fenotípica y genotípica (distancia genética), así como en sus interrelaciones ecológicas.

De cualquier modo, un problema que aún se presenta y no se puede resolver con facilidad es cuando las poblaciones son alopátridas y se considera en discusión la cantidad de distancia genética que sea suficiente para admitir independencia evolutiva de las poblaciones; algunos admiten subespecies, semiespecies y otros tipos infraespecíficos, aun cuando consiguen hacer estudios de hibridización, que sólo tienen significación preponderante en la aplicación de un concepto de especie biológica. (Cuadro 2)

Siguiendo a Wiley (1978) hay varias implicaciones o corolarios de la definición de especie evolutiva:

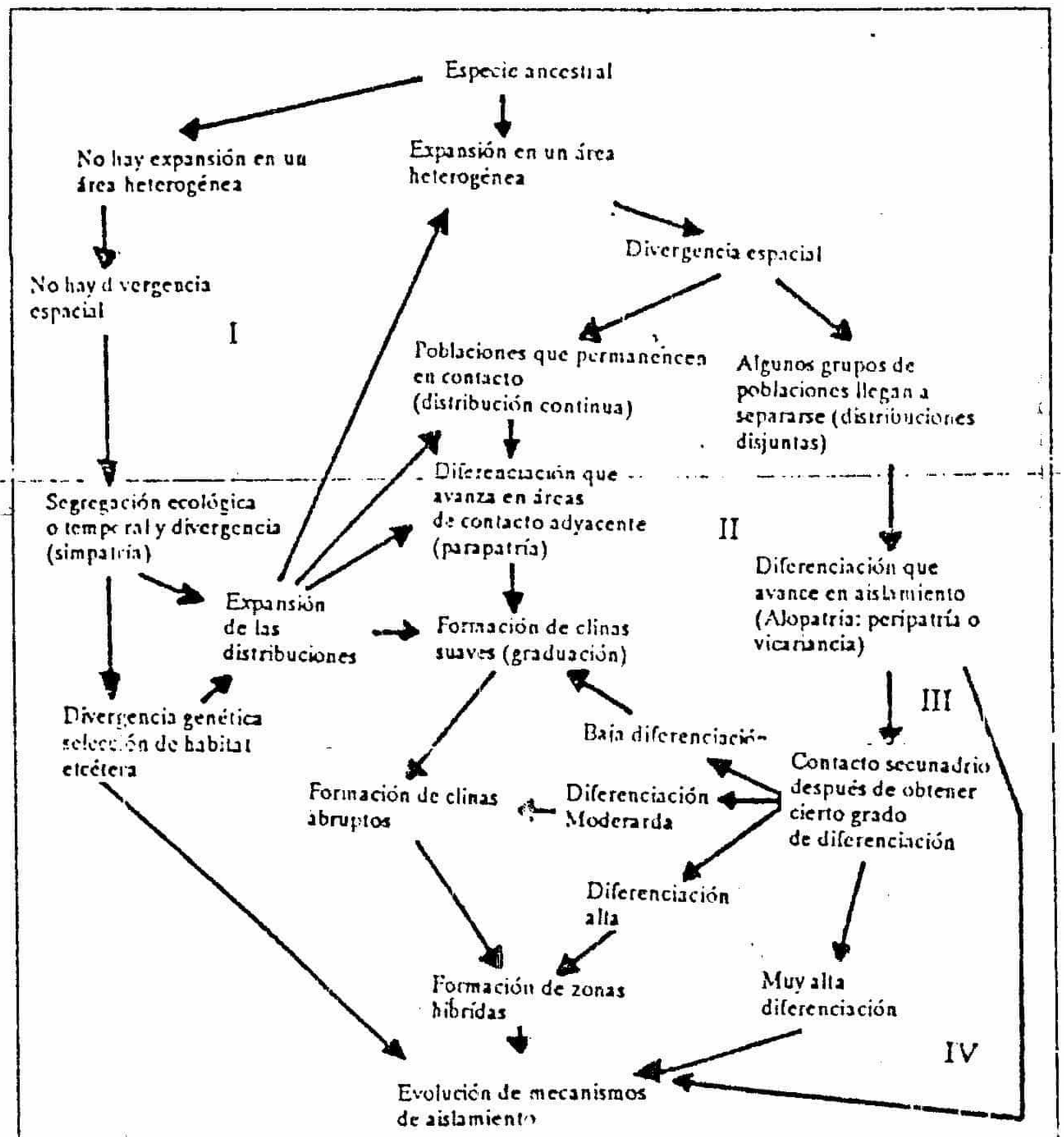
1. Todos los organismos pasados y presentes pertenecen a alguna especie evolutiva. De este primer corolario se puede deducir que un árbol filogenético en realidad está compuesto de especies evolutivas y que todos los taxa terminales son especies, así también los lazos entre los taxa terminales. Por lo tanto todos los taxa supraespecíficos se originan como especies.

2. Las especies deben estar aisladas reproductivamente unas de las otras tanto como sea requerido para mantener separadas sus identidades, sus tendencias y destinos. Esto implica que el concepto de especie biológica es una faceta del concepto de especie evolutiva.

3. La especie evolutiva puede o no exhibir diferencias fenotípicas reconocibles, entonces cualquier investigador puede sobre o subestimar el número de linajes independientes existentes en un estudio.

4. Ningún linaje evolutivo, presumiblemente separado y único, puede ser subdividido dentro de una serie de especies ancestrales y descendientes. Este corolario en sí mismo es evidente y difícilmente valdría la pena discutirlo si no fuera una práctica común entre algunos paleontólogos, la subdivisión de un simple linaje en una cierta cantidad de especies. Dado que ninguna especie sometida a anagénesis o evolución filética puede subdividirse, se rechazan los términos y conceptos de paleoespecie, cronoespecie o especie alocrónica, especies sucesivas y otras, de Mayr, Simpson y de otros. La subdivisión es arbitraria y manipulable, además de que es inadecuado hacerlo para estudios evolutivos críticos, ya que uno nunca puede reconocer, a partir de las clasificaciones que contienen especies sucesionales y verdaderas mezcladas, cuál aspecto de la evolución del carácter está correlacionado con la cladogénesis y cuál está correlacionado con la anagénesis en un clado o conjunto de linajes monofilético. (Cuadro 3)

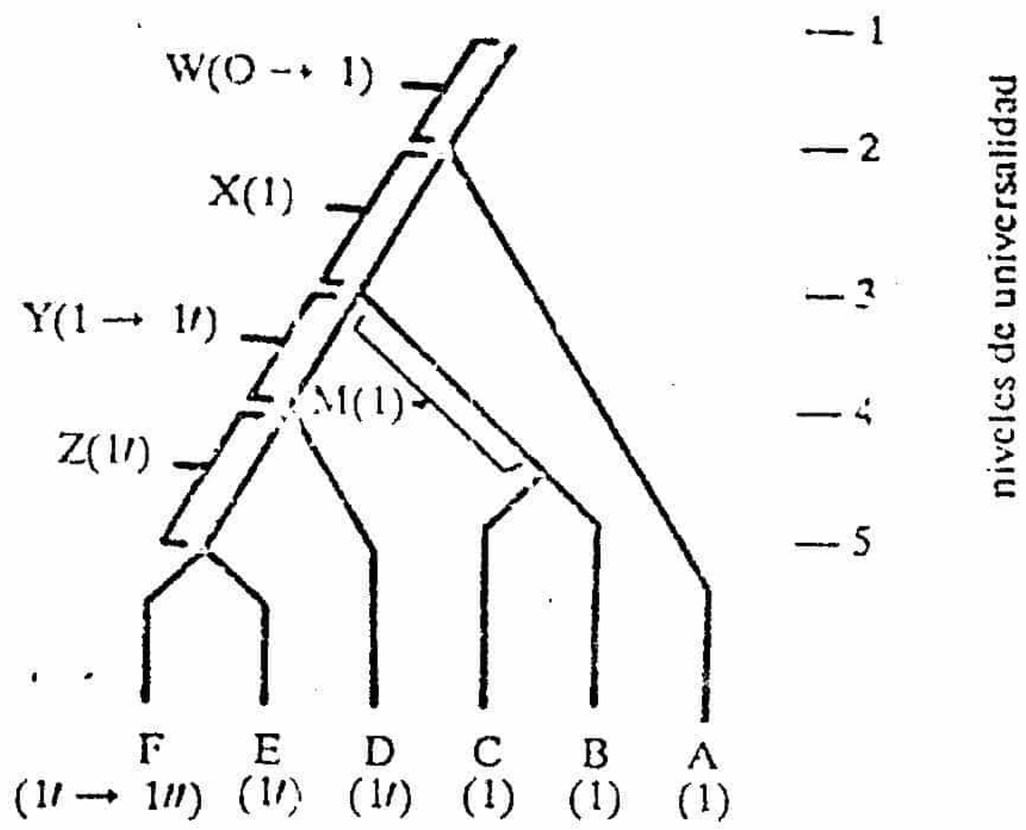
El concepto de especie evolutiva ofrece



Cuadro 5. Diversas rutas en la especiación considerando básico el aislamiento geográfico. I) Especiación simpátrica. N) Especiación parapátrica. III) Especiación aloparapátrica. IV) Especiación alopátrica. Si se involucran aspectos de cambios cromosómicos, la clasificación de este proceso de especiación podría incluir otras categorías (Ver Reig, O. 1982). Redibujado de Endler, J. 1977, Geographic variation, speciation and clines. Princeton Univ. Press.

algunas de las bases para la interpretación de un árbol filogenético. Todos los linajes terminales son especies evolutivas o taxa superiores descendientes, pero representados por su especie evolutiva ancestral. Estos linajes terminales están conectados por especies evolutivas ancestrales comunes y cada rama es el resultado de un evento de especiación. El concepto no excluye una especie ancestral particular que sobrevive a un evento de especiación; ni en la especiación alopátrica, ni en la parapátrica y simpátrica, ni en la especiación vía hibridación necesariamente conlleva la extinción de la especie ancestral. Se señala esto último, debido a que Hennig consideró razonable la extinción de la especie ancestral cuando ésta especiaba, como [illegible] metodológica, dadas sus apreciaciones de la inadecuación de los datos paleontológicos y los problemas de clasificación de entidades que apreció sin posibilidades de identificación adecuada. Este principio metodológico ha sido confundido por un principio biológico. (Cuadro 4)

Deseo enfatizar el rechazo a la especiación filética, ya no nada más como una consecuencia del concepto de especie evolutiva sino en términos de teoría evolutiva: 1. Que el reconocimiento de especies filéticas sea una práctica arbitraria fue admitido por Mayr y Simpson, el primero de ellos, en 1942, señaló que la delimitación de especies que no pertenecen al mismo nivel de tiempo es difícil y sería completamente imposible si el registro fósil fuera completo; ésto significa que a menor cantidad de datos es más fácil la decisión y a mayor cantidad de datos tenemos que ser más arbitrarios en [illegible]ras decisiones. 2. Las especies reconocidas de modo arbitrario resultan en mecanismos de especiación arbitrarios; las discusiones de la naturaleza de la especiación asumen que la especie tiene una existencia objetiva. Si las especies no pueden ser objetivamente definidas y son meros constructos artificiales o ficciones de la imaginación de los sistematas, entonces la especiación difícilmente puede postularse como un proceso real. En términos más extremos, debemos renunciar a cualquier esperanza de llegar a una síntesis general de la evolución de los biota, debido a que la especiación en un grupo no puede ser comparada con la especiación en otro grupo. 3. La especiación filética nunca ha sido satisfactoriamente demostrada, la transformación filética de una especie en otra se refuta con una revisión más detenida de los datos o nuevos descubrimientos fósiles que sean intermediarios en tiempo a las supuestas especies filéticas. Finalmente, no se niega la evolución filética o anagénesis, lo que no se puede aceptar es la especiación filética.



Cuadro 6. *Niveles de universalidad y concepto de generalidad.* Los términos universalidad de una hipótesis filogenética y generalidad de un carácter intentan facilitar la comunicación exacta entre los filogenetistas que estudian la evolución del carácter y las relaciones organísmicas; para entender las relaciones entre los términos mismos, se debe entender que los caracteres, similares a los taxa, tienen tiempos particulares de origen y, por lo tanto, los caracteres se originan en niveles particulares de la descendencia filogenética. En la figura se muestra la evolución de un grupo de especies (A-F) y la evolución de una serie de caracteres homologos (0, 1, 1', 1''). Cada evento de especiación en la historia de este grupo puede considerarse como un nivel de evolución con los eventos más tempranos ocurriendo en un nivel superior y los eventos finales ocurriendo en un nivel inferior. El nivel 1 se considera el más alto, debido a que la historia de la descendencia, a partir del ancestro común que estuvo viviendo en ese periodo de tiempo particular, involucra a más descendientes que la historia de cualquier otra especie ancestral en el diagrama. A estos niveles se les denomina *niveles de universalidad*. Niveles superiores de universalidad representan grupos más inclusivos que aquellos de niveles de universalidad más inferiores. Hay una analogía exacta entre niveles de universalidad y niveles de rango taxonómico en una clasificación filogenética completamente jerarquizada. El reino de los Eukaryota existe en un nivel superior de universalidad que el phylum Chordata y éstos a su vez existen en un nivel superior que la clase Osteichtyes y así sucesivamente. Mientras que el nivel de universalidad pertenece a una hipótesis filogenética, el nivel de generalidad puede aplicarse a un carácter en particular, así se puede decir que los caracteres de alta generalidad pertenecen a filogenias de alta universalidad como apomorfias, y serán plesiomorfias en cualquier otro nivel de universalidad inferior o más restringido. (Tomado de Wiley, E. 1981, pp. 124-125.)

Quiero destacar en esta resumida exposición del concepto de especie evolutiva y *especiación filética*, que la especiación es un término general para un número de procesos y mecanismos diferentes, los cuales involucran la producción de nuevos linajes evolutivos o especies. No dudo que tienen relevancia los procesos que resultan en especiación para la Teoría Sistemática; sin embargo, subrayo que es una tarea propiamente de la Genética, la Ecología y la Evolución Organísmica, más que de la Sistemática.

Una exposición sobre modos y modelos de especiaciíon, o sea de los patrones de especiación que resultan de los diversos procesos de evolución organísmica, considerando variadas condiciones genético-poblacionales y geográficas, son mostradas por Wiley (1981), remito al lector a esa obra. Así, sólo voy a enunciar algunos casos de especiación a continuación, pues tiene poco sentido abundar sobre ellos ya que no son privativos del pensamiento cladista.

1. Especiación reductiva (fusión de linajes)
2. Especiación por hibridación (alopoliploidía, fusión poblacional).
3. Especiación alopátrica
4. Especiación aloparapátrica
5. Especiación parapátrica
6. Especiación estasipátrica
7. Especiación simpátrica.

Esta es una clasificación de entre varias posibles acerca de los modos de especiación. Una discusión relativamente reciente sobre estos aspectos puede verse en los trabajos de Reig (1982) y Templeton (1981). Por otra parte, el diagrama de Endler sobre especiación nos ilustra cuán difícil podría ser el elucidar cuál es la historia de un evento de especiación. En su diagrama muestra cuatro posibles modos de especiación: simpátrica, parapátrica, aloparapátrica y alopátrica.

En esta sección, sólo quiero terminar mencionando que la investigación

sobre modos de especiación que involucran pequeños cambios cromosómicos apenas empieza y éstos revelan que algunos conducen a independencia evolutiva instantánea si los individuos subsiguientes llegan a conformar una población. En estos casos las diferencias fenotípicas y genotípicas son relativamente pequeñas; en efecto hay aislamiento reproductivo que promueve inicialmente otra identidad evolutiva, pero desde mi punto de vista, lo más significativo de todo ello es la adquisición de independencia evolutiva de un conjunto de individuos que se conforman en poblaciones ancestro-descendientes.

Con base en esta breve exposición podemos regresar al aspecto básico que más interesa, la Reconstrucción Filogenética apreciada desde el punto de vista cladista. Para ello, en la sección siguiente, voy a partir de algunas definiciones que habrá que tener en cuenta más adelante. (Cuadro 5)

LA FILOGENIA O HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS ORGANISMOS

Taxón Supraespecífico Natural

Un taxón supraespecífico es cualquier reunión de dos o más especies propuesta y nominada o potencialmente nominables, asociadas a un nivel dentro de una jerarquía formal de clasificación. De los taxa supraespecíficos nos interesan a nuestros propósitos sólo aquéllos que son naturales, pues son los que formarían parte de un Sistema Filogenético Natural, compuesto de aquellos taxa que tienen una base objetiva en historia evolutiva.

El concepto de naturalidad filogenética se debe entender en el sentido de que los miembros de un grupo natural filogenéticamente, comparten un ancestro común que no es ancestral de ningún otro grupo; en otras palabras se piensa de ellos que son los más estrechamente relacionados filogenéticamente. Este concepto es consistente con la definición de monofilia de los cladistas: una especie ancestral (conocida o hipotetizada) con todos sus descendientes.

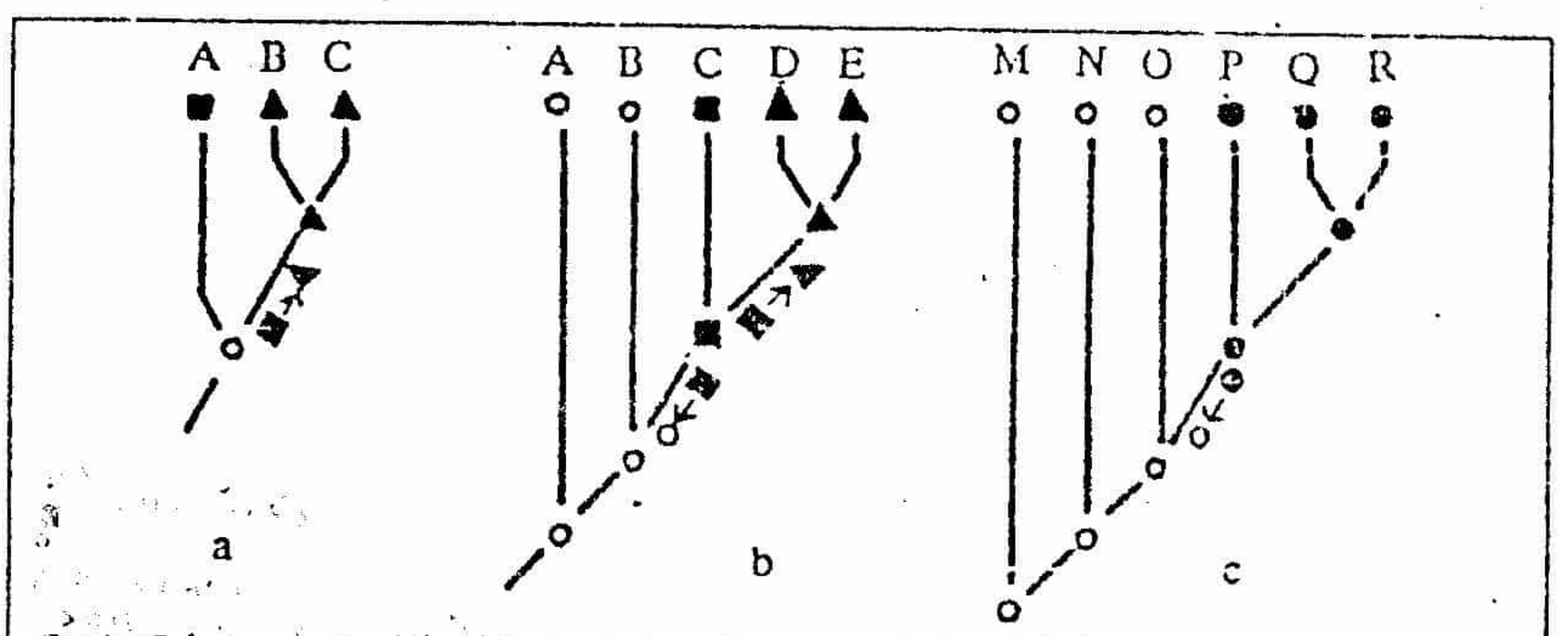
Un taxón natural es un taxón que existe en la naturaleza independientemente de la habilidad del hombre para percibirlo, según Wiley (1981) esta definición conlleva varias connotaciones específicas.

1. Los taxa naturales existen, haya o no cualquier sistemata alrededor para percibirlos o nombrarlos.

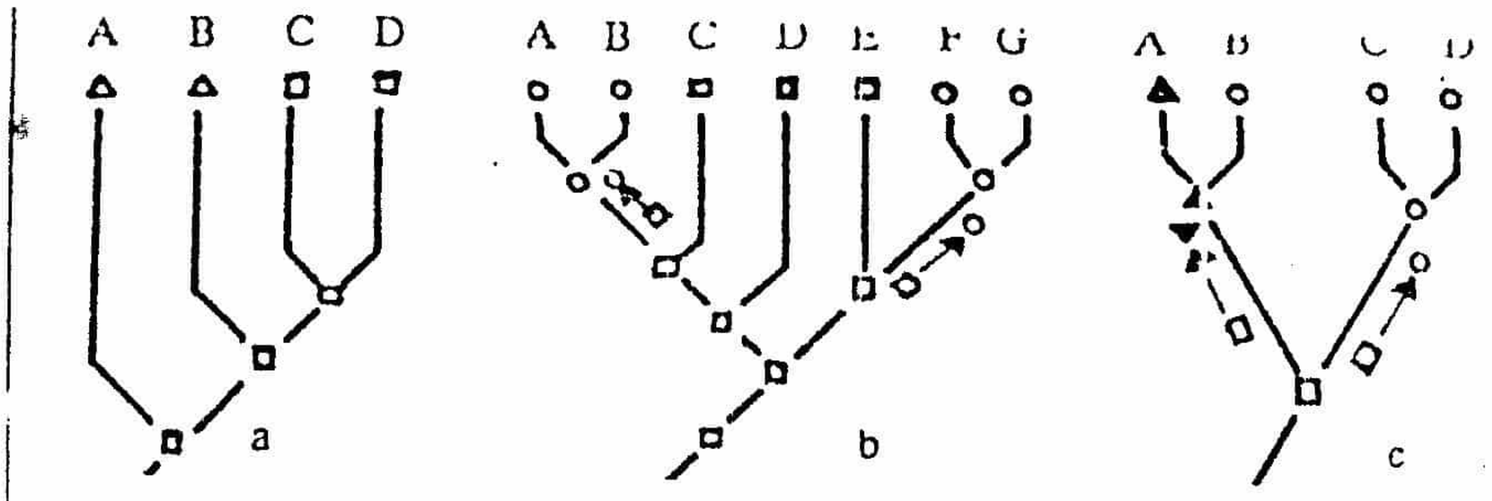
2. Debido a que existen en la naturaleza, los taxa naturales deben ser descubiertos, ellos no pueden ser inventados.

3. Los taxa naturales se originan de acuerdo a procesos naturales y por lo tanto deben ser consistentes con estos procesos naturales.

Las especies son unidades de la evolución y los taxa superiores naturales (clados) son unidades de historia; ya que estos últimos no caen en conceptos de clase ni individuales se consideran grupos históricos (Wiley, *op. cit.*). Un taxón superior natural está restringido espaciotemporalmente, no presenta cohesión activa como las especies que la mantienen por vínculos reproductivos, estasis evolutiva o respuestas similares de los organismos a los factores extrínsecos de la evolución; adicionalmente, los clados sólo tienen una continuidad histórica de descendencia a partir de una especie ancestral común. Un clado como grupo histórico derivado de individuos presenta algunas implicaciones importantes, algunas de las cuales se enumeran a continuación: 1. No hay proceso interno que dé lugar a la cohesión de un taxón superior natural, ni hay un proceso por el cual tales taxa surjan y puedan divorciarse de la especiación. 2. Los taxa supraespecíficos deben ser unidades históricas que resultan de los eventos de especiación; no hay origen de taxa supraespecíficos excepto a través del origen de las especies, debido a que las especies son las unidades mayores de la evolución, por lo tanto la ramificación del linaje y otros procesos de especiación son las condiciones necesarias y suficientes para el origen de los taxa supraespecíficos. 3. Un taxón supraespecífico natural no puede solaparse a otro en el mismo nivel de universalidad. Esto significa que cuando se tienen dos taxa supraespecíficos del mismo nivel categórico, uno no pude contener a especies que están estrechamente relacionadas con especies ubicadas en otro clado. Las definiciones de dos clados no pueden solaparse, si estas definiciones son pla-



Cuadro 7. *Los conceptos de homología, plesiomorfia y apomorfia.* Los símbolos son caracteres, las letras son taxa y la evolución del carácter está indicada por flechas entre los caracteres. Dos caracteres son homólogos si uno es derivado directamente a partir del otro, en un caso tal tenemos una novedad evolutiva y su homólogo preexistente; a este par de homólogos se le denomina serie de transformación evolutiva. El carácter original o preexistente es el miembro plesiomórfico de ese par, mientras que la novedad evolutiva es el miembro apomórfico. En la figura a) se tienen dos caracteres, "cuadrado" y "triángulo", si "cuadrado" y "triángulo" forman un par de homólogos y "cuadrado" evoluciona hacia "triángulo", entonces "cuadrado" es el plesiomórfico relacionado al "triángulo" apomórfico y el par forma una serie de transformación "cuadrado" → "triángulo". Tres o más caracteres son caracteres homólogos si cada uno es una parte de una serie de transformación del carácter en la cual dió lugar al siguiente en secuencia lineal. Cada paso en una serie de transformación se caracteriza por el reemplazamiento de un homólogo preexistente por un homólogo más apomórfico en uno o mas linajes; en la figura b) los caracteres: "círculo", "cuadrado" y "triángulo" son parte de una serie de transformación, en la cual "círculo" dió lugar a "cuadrado" y "cuadrado" dió lugar a "triángulo", los tres caracteres son homólogos. Advierta que los tres caracteres se encuentran en diferentes partes de la filogenia en distintos taxa terminales, el reemplazamiento en una serie de transformación no significa necesariamente que los caracteres reemplazados se pierden. Un carácter encontrado en dos o más taxa es homólogo en todos estos taxa, si el ancestro común más reciente de estos taxa también tiene (o puede inferirse haber tenido) el carácter. Un carácter tal se denomina *homólogo compartido*. Si el homólogo compartido se encuentra en (o se infiere ocurre en) el ancestro común de estos taxa, pero se piensa que se originó como una novedad evolutiva en un ancestro más temprano, entonces el homólogo se denomina una *simplesiomorfia*. Si el homólogo compartido se encuentra en (o se infiere ocurre en) el ancestro común y si se piensa que se hubo originado en este ancestro y no en un ancestro más temprano, entonces el homólogo compartido se denomina una *sinapomorfia*. En la figura c) se pueden contrastar estos dos tipos de homólogos, los taxa M, N y O comparten el carácter "círculo" y este carácter se encuentra en el ancestro común de los tres taxa, por lo cual pude tomarse como un homólogo. Sin embargo, el "círculo" no se piensa que se emitió como una novedad evolutiva en el ancestro común de M, N y O, sino más bien se piensa que se emitió en un ancestro más temprano, por ende, "círculo" es una simplesiomorfia de estos tres taxa. En contraste, los taxa P, Q y R comparten el carácter, "círculo negro", este carácter se piensa que se emitió en el ancestro común de estos tres taxa y no del ancestro más temprano, por lo tanto, es una sinapomorfia de P, Q y R. Finalmente, advierta que "círculo" y "círculo negro" forman una serie de transformación, con el "círculo" como homólogo plesiomórfico y "círculo negro" como el homólogo apomórfico. Tomado de Wiley, E. 1981, pp. 9-11.



Cuadro 8. *Conceptos de homoplasia*. Los símbolos son caracteres, los taxa son letras y la evolución del carácter se indica por flechas entre los caracteres; las homoplasias son caracteres que exhiben similitudes estructurales (y por ende ontogenéticas) pero se piensa que se originaron independientemente uno del otro, ambos a partir de dos caracteres preexistentes diferentes o a partir de un solo carácter preexistente en dos tiempos diferentes o en dos especies diferentes. Se puede decir simplemente que la homoplasia existe si los dos taxa que muestran el carácter tienen un ancestro común que no tiene el carácter. En la figura se muestran tres filogenias de caracteres que ilustran tres filogenias de caracteres que ilustran patrones simples de evolución homoplásica: en la figura a) el carácter "triángulo" en los taxa A y B es una similitud homoplásica ya que el ancestro común de A y B tuvieron el caracter "cuadrado". Advierta que ambos triángulos son homólogos con "cuadrado", pero los triángulos son homólogos uno con otro, así ilustra la homoplasía como desarrollo paralelo, esto es, el desarrollo independiente de caracteres similares a partir del mismo carácter plesiomórfico. La figura b) ilustra una condición similar que usa la condición "círculo" como similitud homoplásica, advierta que "círculo" es homólogo para A y B y también lo es para F y G, pero es homoplásico para A+B y F+G. En la figura c) se ilustra la homoplasía por convergencia, ésto es, como el desarrollo de caracteres similares a partir de caracteres preexistentes diferentes (Tomado de Wiley, E. 1981, pp. 12-13.).

neadas en términos de características, entonces, podemos concluir que cualquier carácter sólo puede ser usado una vez para definir un grupo histórico particular y nunca puede usarse otra vez para definir cualquier entidad incluida dentro de este taxón. (Cuadro 6)

Asumiendo que la descendencia genealógica ocurre en la naturaleza y los caracteres heredables pueden modificarse durante la descendencia genealógica se puede escapar del dilema siguiente: ¿Cuál fue la ruta que los caracteres siguieron y que son observables pero que no son necesarios y suficientes para justificar la naturalidad de un taxón, sino la genealogía, la cual es necesaria y suficiente para justificar esta naturalidad, pero que no es directamente observable?

Los sistemas intentan descubrir clados a través del uso del análisis de los caracteres considerando su enlace con la descendencia genealógica con modificación y la ontogenia.

Dentro de la Sistemática Cladista, aparte de los grupos monofiléticos o clados se reconocen otros dos tipos de grupos; los parafiléticos y los polifiléticos. Los primeros incluyen un ancestro común y algunos pero no todos sus descendientes y en los segundos el ancestro común más reciente no está asignado al grupo. Solamente los grupos monofiléticos son los que interesan para la Reconstrucción de la Historia Evolutiva, sin embargo el reconocimiento de grupos para- y polifiléticos a través de la interpretación de la posición filogenética de uno o varios caracteres en los Taxa bajo estudio, es establecer tácitamente que dichos caracteres son homoplásicos (convergencias, paralelismos y reversiones) o bien homólogos simplesiomórficos (caracteres primitivos que se comparten con grupos externos), por lo tanto son de algún interés en la evolución de los organismos.

Diagramas de relación y árboles filogenéticos

La Historia de la Sistemática Biológica, propiamente en lo que respecta a la ilustración diagramática de las posibles relaciones de los grupos taxonómicos reconocidos, todavía ofrece vetas de explotación en la Historia de la Ciencia (Ver Nelson y Platnick, 1981). Casi siempre, implícita o explícitamente, los diagramas han pretendido ilustrar relaciones de similitud (sea fenética o genotípica), una cercanía geogrática y/o filogenética, afinidades morfológicas dentro de un sistema de clasificación (cronología de los cambios, riqueza o diversidad de especies) y otros aspectos. Estos diagramas fueron de tipos muy diversos, a veces seguían criterios de similitud total, de un sistema quinario o de simples tablas de afinidad taxonómica.

El origen de los diagramas de ramificación tiene varias fuentes históricas, una de ellas es el principio de división lógica usado desde Teofrasto y Aristóteles que conlleva la noción de división dicotómica basada sobre presencias o ausencias de los caracteres. Para una discusión amplia y bien ejemplificada debe revisarse el libro de Nelson y Platnick (1981). Es hasta Lamarck cuando se reconoce el contenido de relacion genealógica en un diagrama de ramificación, ya que la expresión de afinidad va acompañada por primera vez de una teoría transformista y no la mera expresión de la similitud, sino el significado de ésta en términos evolutivos. Con el establecimiento de la Teoría del Origen de las Especies por Medio de la Selección Natural de Darwin, se pusieron las bases para el desarrollo de la Teoría Evolutiva, no obstante su teoría es más bien sobre la descendencia organísmica. Es Haeckel a quien generalmente se le considera como el primer biólogo evolutivo que publicó un árbol filogenético explícito de organismos reales. Los árboles filogenéticos son, básicamente, diagramas que representan la descendencia evolutiva de organismos (genealogía) o grupos de organismos completos; sin embargo, numerosos autores han introducido otros componentes a los diagramas, tales como: un estimado de la diversidad, tiempo absoluto, direccionalidad del cambio evolutivo, distancias o afinidades geográficas y otros aspectos. No obstante, cualquiera de esos árboles es reductible al árbol más básico en filogenia, éste es el árbol genealógico compuesto de especies evolutivas y eventos de especiación (cladograma). La clase más básica de árbol filogenético que representa las relaciones entre las especies y los taxa supraespecíficos, además uno que contenga la información más constitutiva es un árbol de especies; es a partir de este tipo de árboles filogenéticos básicos que se pueden derivar cualquiera de los taxa supraespecíficos, pues se representan las especies ancestrales de los taxa superiores incluidos.

No todos los diagramas de ramificación (dendrogramas) son cladogramas o árboles filogenéticos, pues otros sólo representan la similitud fenética como un estimado de la *similitud total* de la muestra de caracteres (fenograma). Aquellos cladogramas que incluyen otros componentes de la filogenia, tales como: escala de tiempo-cronología, polaridad evolutiva, riqueza de especies y otros, son los que propiamente se les denomina filogramas o árboles evolutivos, éstos se pueden construir a partir de los cladogramas. (Cuadro 7)

Análisis de caracteres

En el análisis de caracteres, para determinar las hipótesis genealógicas que se pueden apoyar, hay dos conceptos centrales: homología y homoplasía.

Homología. Un carácter de dos o más taxa es homólogo si este carácter se encuentra en el ancestro común de estos taxa, o dos caracteres (o una secuencia de caracteres) son homólogos si uno es directamente (o secuencialmente) derivado de los otros.

Homoplasia (no homología). Un carácter encontrado en dos o más especies es homoplásico (no homólogo) si el ancestro común de estas especies no tiene el

carácter en cuentión o si un carácter no fue el precursor del otro.

En la escuela sistemática cladista no basta con determinar las homologías para definir monofilia, ya que se reconocen dos tipos de homologías generales y sólo una de ellas permite reconocer monofilia *sensu* Hennig (ancestro y todos sus descendientes). Por ello y para introducirnos en el análisis de caracteres es necesario definir los términos apomorfía, plesiomorfía, sinapomorfía, simplesiomorfía y autapomorfía. Este arreglo de términos pretende facilitar la comunicación exacta entre los filogenetistas respecto a la evolución del carácter y las relaciones organísmicas.

Carácter apomórfico. De un par de caracteres homólogos, el carácter apomórfico es aquél evolucionado directamente de su homologo preexistente.

Carácter plesiomórfico. De un par de caracteres homólogos, el carácter plesiomórfico es aquél que se emite más tempranamente en el tiempo y dio lugar al último o más derivado, el carácter apomórfico.

Carácter sinapomórfico. Un carácter homólogo que se encuentra en dos o más taxa que se hipotetiza se ha emitido de la especie ancestral más cercana a estos taxa y no de otro ancestro más antiguo.

Carácter simplesiomórfico. Un carácter homólogo que se encuentra en dos o más taxa que se hipotetiza se emitió de una especie ancestral que no es la más cercana a estos taxa.

Carácter autapomórfico. Un carácter evolucionado a partir de su homólogo plesiomórfico en una única especie.

Estos términos son relativos y dependen del subconjunto de la filogenia de los seres vivos que se esté analizando para su aplicación. No hay caracteres plesiomórficos, apomórficos, etc., en abstracto, sino que éstos deben estar relacionados como caracteres de una determinada generalidad a una hipótesis filogenética de una universalidad definida.

Idealmente, se puede reconocer que los caracteres pasan por las siguientes fases:

Fase 1. Un carácter se origina en un linaje de poblaciones como una novedad evolutiva a partir de un carácter preexistente. Se considera que se adquiere una autapomorfía.

Fase 2. Una especie con una autapomorfía presenta un evento de especiación y pasa su autapomorfía a sus descendientes como un carácter derivado (sinapomorfía) compartido por las especies hermanas.

Fase 3. Una de las especies subsecuentemente puede especiar y pasar su sinapomorfía a sus descendientes, quedando como simplesiomorfía.

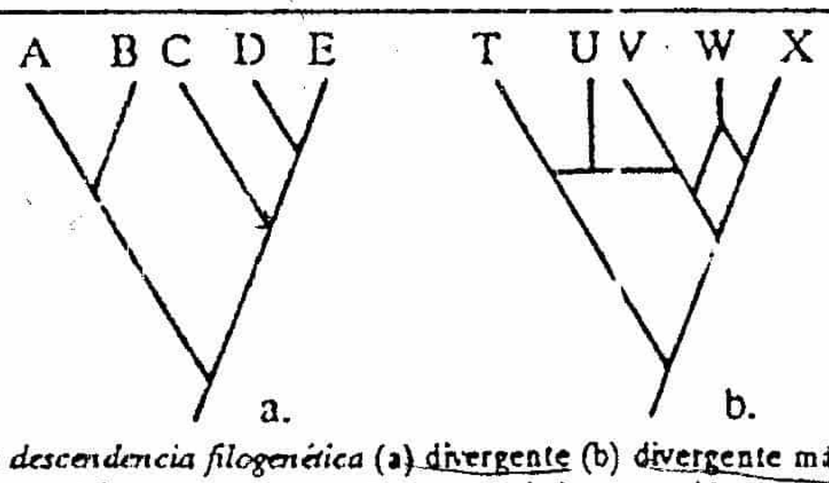
Aunque cualquier modificación posterior del carácter resulta en una nueva novedad evolutiva en ese linaje. (Cuadro 8)

Apomorfías, plesiomorfías y homoplasías son rasgos de los organismos que les permiten vivir y competir en la naturaleza, pero sólo las sinapomorfías son de valor para demostrar monofilia.

Antes de proseguir con el análisis de caracteres, un enunciado y dos definiciones más: los árboles de tres taxa y el grupo externo forman el sistema básico para examinar las relaciones genealógicas desde el punto de vista cladista en la forma más simple. Un grupo externo es una especie o taxón monofilético superior que se examina en el curso de un estudio filogenético, para determinar cuál de los caracteres homólogos puede inferirse como apomórfico. Grupo hermano es una especie o clado que se hipotetiza como el pariente genealógico más cercano a otro taxón y ambos taxa comparten la especie ancestral.

Para terminar este apartado, se podría resumir lo siguiente: los caracteres sinapomórficos son pruebas válidas o relevantes para demostrar ancestridad común única, los caracteres simplesiomórficos demuestran ancestridad más antigua y, por lo tanto, incluyen taxa externos, esto es, no nos demuestran relaciones de grupo hermano o monofilia. El carácter sinapomórfico es el que da la evidencia de que dos o más especies compartieron un ancestro común entre ellas mismas, que no es compartido con ninguna otra especie. No es posible considerar a las simplesiomorfías como evidencia de relaciones de grupo hermano, ya que éstas fueron empleadas para elucidar ciertas relaciones en un nivel de universalidad superior, donde ellas existen como sinapomorfías. Se dice entonces que un carácter simplesiomórfico es de mayor generalidad que uno sinapomórfico y un carácter más general se usa en hipótesis filogenéticas de un nivel de universalidad mayor al de aquéllas que se prueban con sinapomorfías.

En conclusión, las sinapomorfías de una hipótesis filogenética son aquellas homologías que demuestran (justifican o corroboran) ancestridad común inmediata (monofilia) en el nivel de universalidad bajo consideración. Las simplesiomorfías son aquellas homologías que no demuestran monofilia en el nivel de universalidad del problema bajo consideración, pero que pueden demostrar monofilia en un nivel superior de universalidad que el de la filogenia bajo estudio. (Cuadro 9)



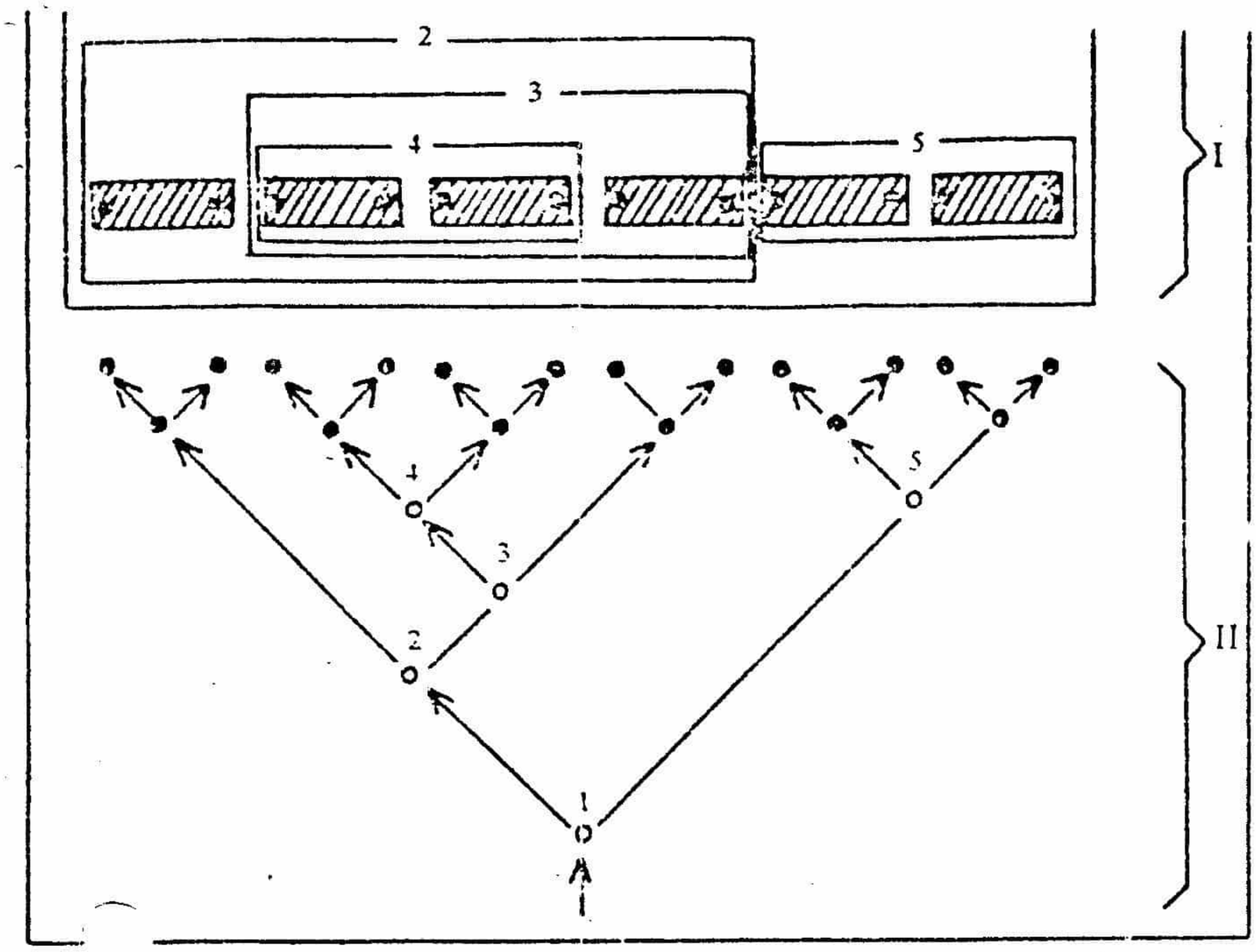
Cuadro 9. *Patrones de descendencia filogenética* (a) divergente (b) divergente más reticulada. Los patrones de descendencia complejos como el caso (b) pueden haber ocurrido como en aquellos clados que presentan modos de reproducción alternativos o es frecuente la hibridización, en tales casos el patrón de descendencia es reticulado, lo cual es raro en animales pero frecuente en plantas. (Tomado de Wiley, E., 1981, p. 37).

CRITERIOS DE HOMOLOGIA

Wiley (1981) presentó un resumen excelente de los diversos problemas en el reconocimiento de criterio de homología. Uno de los pasos fundamentales en el análisis de caracteres, para determinar las posibles relaciones genealógicas, es dintinguir las homologías de las homoplasías, pues sólo en las primeras se encuentran los caracteres que nos permiten establecer monofilia (sinapomorfías).

Siguiendo a Remane (1956) Wiley dintinguió 3 criterios morfológicos básicos para la identificación de homologías entre dos o más caracteres, considerando que los homólogos son producto de la descendencia a partir de un ancestro común (cercano o lejano):

1. Criterio de Similitud de Posición
2. Criterio de Calidad de Parecido o Composición Especial
3. Criterio de Continuación de la Similitud a través de Formas Intermecias (especies).



Cuadro 1d. Diagrama que ilustra el concepto de relación de Hennig entre un árbol filogenético (II) y los taxa (I) de una clasificación. II. 1-5 son ancestros hipotéticos cuyas especies descendientes (círculos negros) forman grupos monofiléticos en I. 1-5 (Tomado de Henning W. 1968, Elementos de una Sistemática Filogenética. EUDEBA. Figura 18. p. 953).

El criterio de similitud de posición[1] toma en cuenta las similitudes en tres características básicas: a) posición topográfica, b) posición geométrica, c) posición en relación a otras partes del cuerpo. Estas características se autorrefuerzan y están tan estrechamente relacionadas que no es fácil separarlas. La posición topográfica (a) puede determinarse en varias formas:

I. Relación de una parte con otra.
II. Sistema de coordenadas cartesianas deformables *vgr.* Thompson (1942). Similitud en posición geométrica (b) se refiere a la correspondencia geométrica independientemente del tamaño u otras dimensiones de los organismos que se están comparando; incluso, si hay alometría, partes aparentemente homoplásicas pueden ser homologías regidas por una función potencia. La posición en relación a otras partes del cuerpo (c) es muy difícil separarla de las dos anteriores, pero más particularmente se refiere a la posición espacial de la parte que se está comparando con otras del resto del organismo; sin embargo, ésto puede ser parte de los resultados del análisis de las posiciones topográficas y geométricas. (Figura 1)

En el criterio de similitud especial[2] se requiere que, dos estructuras que corresponden por criterios de similitud en posición, sean resultado de una comparación muy fina de los constituyentes o estructura de las partes e incluso sea resultado de una ontogenia similar.

El criterio de continuación a través de formas intermediarias[3] es para probar homólogos basados sobre otros criterios morfológicos (1 ó 2) basado en Anatomía Comparada de distintos grupos recientes y fósiles; Hanson (1977) sugirió que los criterios de similitud de posición y espacial, forman un tercer criterio (criterio de relación serial), además reformuló algunos criterios subsidiarios de homología de Remane, aunque estos criterios se pueden considerar *pruebas circunstanciales* y están supeditados a los criterios principales señalados. Wiley (1975) enfatizó que cualquiera de estos criterios permiten ofrecer una hipótesis morfológica de homología, pero cualquiera que sea ésta debe probarse filogenéticamente. Por ende, aunque es importante probar —tantas formas como sea posible— los diversos criterios ofrecidos por similitud fenotípica, ontogenia y otros (*vgr.* correlación de series de transformación u otros criterios subsidiarios), la prueba crítica es la congruencia o incongruencia de una hipótesis particular de sinapomorfía, con otras hipótesis de sinapomorfia, en un sistema abierto de pruebas de hipótesis filogenéticas en competencia (Wiley. 1981).

Antes de que fuera generalmente aceptado que la prueba de homologías era un proceso de dos pasos, que involucraba el criterio de similitud y el criterio de posición filogenética relativa a otros caracteres, existió lo que es conocido como el *Problema de la Homología*. El problema, sencillamente establecido, era que la definición teórica postdarviniana de homología estaba basada sobre la descendencia a partir de un ancestro común, mientras que los criterios de reconocimiento real eran ofrecidos por similitud fenética. La homología era definida de un modo, pero probada de otra forma, Hennig (1966) resolvió el problema al destacar que la mayoría de las pruebas críticas de homología eran una congruencia entre hipótesis de sinapomorfía y filogenia. En otras palabras, tanto las homologías como las sinapomorfías y las filogenias están asociadas como componentes propios, siendo sistemas autoilustrativos (Wiley, 1981:130).

Existen diversos criterios de homología filogenética, pero el más fundamental es el denominado criterio de posición filogenética basado en la comparación del grupo externo (regla del grupo externo). La comparación nos puede decir cuál de los homólogos es plesiomórfico y cuál es apomórfico. "Dado dos caracteres que son homólogos y se encuentran dentro de un solo grupo monofilético, el carácter que se encuentra también en el grupo externo es el carácter plesiomórfico, mientras que el carácter que se encuentra únicamente dentro del grupo monofilético es el carácter apomórfico". Al admitir este criterio de posición filogenética superamos el llamado *problema de la homología*, ya que más que seguir criterios de similitud fenética se sigue, al mismo tiempo, la definición filogenética de homología.

Existen otros criterios filogenéticos de homología pero éstos dependen de algún modo del criterio de posición filogenética, excepto el último de ellos, éstos, son: 1. Precedencia Geológica del carácter, Regla Estratigráfica o Criterio Paleontológico. 2. Progresión Cronológica o Regla de la Progresión (ecológico-biogeográfica). 3. Correlación de Series de Transformación. 4. Semejanza Primitiva Común. 5. Precedencia Ontogenética del Carácter.

El primero de estos criterios auxiliares, se basa en la regla de que cuando un carácter se encuentra ampliamente distribuido en los miembros más viejos geológicamente de un grupo monofilético, mientras que la homología alternativa sólo se encuentra en los miembros más jóvenes del mismo grupo monofilético, entonces el homólogo encontrado en el grupo más viejo es el carácter plesiomórfico. Este criterio tiene las mismas debilidades de un registro paleontológico inadecuado o parcial. Hennig (1966) sugirió que la regla de la precedencia geológica debía ser usada donde el criterio de comparación con el grupo externo, la ontogenia y la correlación de series de transformación no ayudan en la determinación de apomorfía relativa entre dos o más caracteres homólo-

gos. De hecho, la regla de la precedencia geológica es teóricamente válida, ya que el carácter plesiomórfico de un par de caracteres homólogos debe haberse originado antes que el carácter apomórfico (Wiley, 1981). No puede negarse que edad geológica y plesiomorfía están altamente correlacionados, aunque no haya implicaciones directas necesariamente. Las comparaciones más significativas —entre dos grupos hermanos— es una comparación de los morfotipos ancestrales hipotetizados de estos grupos hermanos; por otra parte, la incorporación de grupos cada vez más primitivos dentro del análisis tiene un gran potencial para examinar las sinapomorfías hipotetizadas.

La regla de la progresión indica que los morfotipos que retienen las condiciones más ancestrales se encuentran en el centro de origen del grupo; los más diferenciados acompañan las dispersiones sucesivas a partir del centro geográfico de origen, ya que tuvieron que enfrentarse a condiciones distintas acoplado a los cambios respectivos en los nuevos linajes poblacionales, lo que representaría los caracteres más apomórficos entre más lejos y más distintas las condiciones ecológicas a partir de la ancestral.

Cuando dos o más series de transformación de caracteres ocurren en un mismo conjunto de taxa y se reconoce una secuencia de plesiomorfías hacia apomorfías, hasta completamente apomórfico, es posible esperar que otra serie de tranformación en esos taxa presente la misma secuencia de plesiomorfías hacia apomorfías. Hasta completamente apomórfico, decimos así que es una serie de transformación más que está correlacionada en el mismo grupo de especies.

Hay dos modos de establecer el criterio de semejanza primitiva común: el primero de ellos es propiamente el criterio del grupo externo, si un carácter es común en los taxa más estrechamente relacionados del grupo bajo análisis, lo más probable es que ese carácter sea plesiomórfico y su alternativo sea apomórfico (Wagner, 1961). El segundo de ellos establece que si un carácter está ampliamente distribuido dentro de un taxón, probablemente sea una plesiomorfía (Estabrook, 1977), planteado así es un criterio *ad hoc* que asume que el proceso evolutivo tiende a conservar los caracteres plesiomórficos o los taxa primitivos, lo cual no puede generalizarse en toda la escala de los seres vivos.

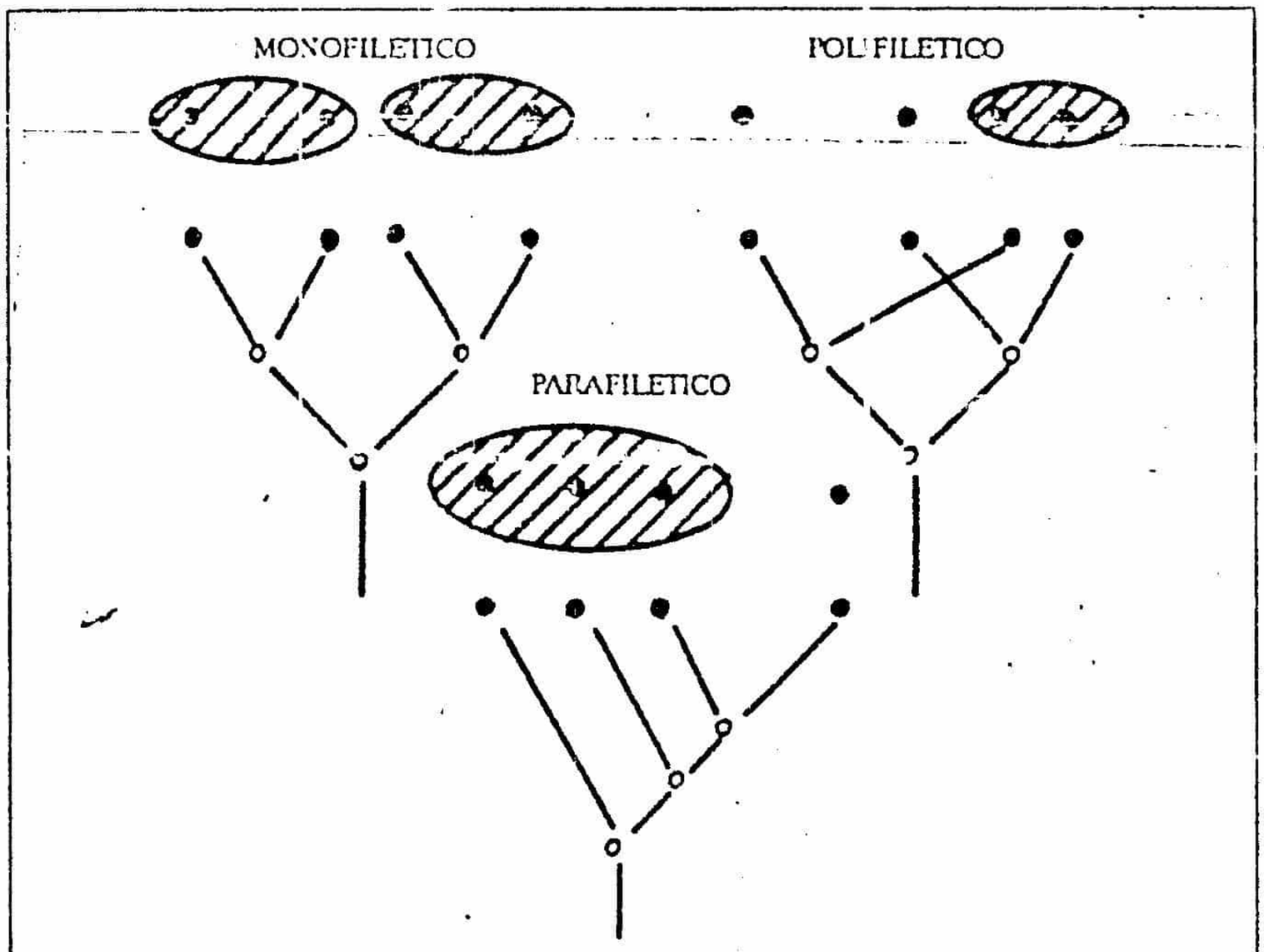
El criterio ontogenético más que un criterio auxiliar debe considerársele un criterio complementario al de posición filogenética, basado en la comparación del grupo externo. Este criterio supone que la transformación ontogenética hacia un carácter en particular refleja el desarrollo filogenético (ley biogenética o de la recapitulación). Existen dos tipos de recapitulación: Recapitulación de Haeckel (Haeckeliana) y Recapitulación de Von Baer (vonbaeriana). Para reconocer sus diferencias es importante definir dos tipos de caracteres ontogenéticos: carácter terminal (un carácter que aparece al final de una secuencia de caracteres ontogenéticos) y carácter no terminal (un carácter que se presenta en la secuencia ontogenética antes que el carácter terminal). (Cuadro 10)

En la recapitulación Haeckeliana hay adición de caracteres terminales en un linaje, los que aparecen como novedades evolutivas (autapomorfías) dentro de la secuencia de un miembro o clado en un sistema grupo hermano: en el clado A se registra una secuencia $X_1 \rightarrow X_2 \rightarrow X_3 \rightarrow$ ($X_1 \rightarrow$ y $X_2 \rightarrow$ son caracteres no terminales y X_3 es el carácter terminal) y en el clado B se esperaría una secuencia ontogenética $X_1 \rightarrow X_2 \rightarrow$, sin novedades evolutivas ya que X 3 es una novedad evolutiva del clado A.

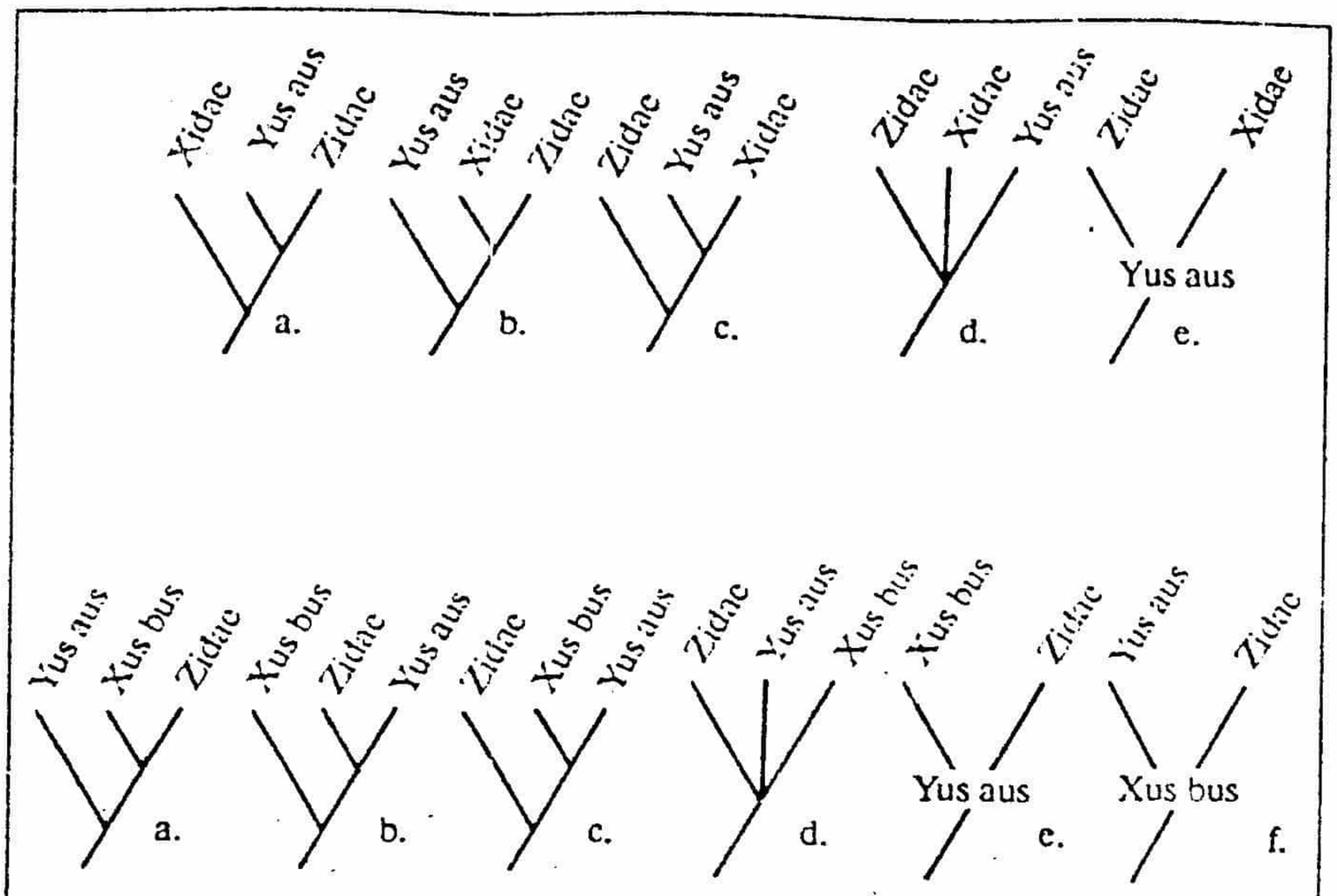
Otros cambios en la ontogenia involucran modificaciones en caracteres no terminales, aunque siempre compartiendo —los miembros de un sistema grupo hermano— los estados embriónicos iniciales; cuando ocurre este tipo de recapitulación se denomina vonbaeriana. Partiendo de la secuencia ontogenética en una especie ancestral $Y_1 \rightarrow Y_2 \rightarrow Y_3 \rightarrow Y_4 \rightarrow$, donde $Y_3 \rightarrow$ cambia exitosamente y produce una secuencia $Y_1 \rightarrow Y_2 \rightarrow Y_6 \rightarrow Y_7$.

Lovtrup (1978) acopló las leyes del desarrollo de Von Baer con la sistemática filogenética, estableciendo: "En el curso de la ontogenia, los miembros de dos grupos hermanos seguirán el mismo curso de recapitulación hasta el estado de su divergencia dentro de taxa separados", lo cual se aplica a ambos fenomenos de recapitulación. Finalmente, Wiley (1981) define la regla de correspondencia entre la modificación de caracteres filogenéticos y ontogenéticos del modo siguiente: Dada una secuencia ontogenética de caracteres, la cual va a partir de un carácter encontrado en el grupo externo a un carácter encontrado sólo dentro del grupo considerado (hermano), el carácter encontrado en el grupo hermano se considera apomórfico y el encontrado en el grupo externo es el plesiomórfico.

Comúnmente se piensa que las filogenias basadas sobre análisis cladístico o de cualquier otra escuela taxonómica carecen de errores, que más que hipótesis resultantes de un determinado análisis de caracteres y de filogramas, base de la argumentación científica, se trata de opiniones calificadas, de especialistas que aplican el principio de autoridad; estas ideas no son sino desviaciones de la realidad científica y propositiva de lo que son las filogenias, pues



Cuadro 11. Diagramas que ilustran el concepto de monofilia de Hennig. Los círculos negros representan especies; los círculos blancos, ancestros comunes. Las especies de un grupo monofilético tienen un ancestro en común sólo para ellas. Los grupos no monofiléticos pueden ser parafiléticos (basado sobre simplesiomorfías) o polifiléticos (basados sobre convergencias). Tomado de Nelson, G. y N. Platnick, 1981. Systematics and Biogeography, Columbia University Press).



Cuadro 12. En el primer caso se presentan cinco árboles filogenéticos alternativos (a-) de las relaciones entre dos taxa superiores y una especie, en el segundo caso se presentan seis árboles filogenéticos alternativos (a- f) de las relaciones entre dos especies y un taxón superior. Las especies pueden ser ancestrales a otra especie o taxón superior natural (clado), pero un clado no puede ser ancestral de otro clado, debido a que los taxa superiores no son unidades de evolución sino unidades históricas compuestas de especies que evolucionan separadamente. (Tomado de Wiley, E. 1981, pp. 108- 109). No hay posibilidad de origen de grupos superiores si no es por el proceso de especiación; los árboles filogenéticos están formados en su aspecto más básico de especies y eventos de especiación, cuando aparecen grupos superiores se debe asumir que está representada la especie primitiva de cada grupo supraespecífico.

cualquiera que sea la filogenia propuesta se puede concebir como un conjunto de hipótesis apoyadas en función de determinada información de caracteres y su análisis basado en teoría evolutiva. Cualquier filogenia puede estar basada en errores de apreciación en el análisis de las similitudes, juzgando como sinapomorfías a similitudes no homólogas y homologías plesiomórficas, o bien, inversamente, considerando a verdaderas sinapomorfías como plesiomorfías y homoplasías.

La adecuada evaluación de los caracteres, aplicando los criterios morfológicos, más que de conocimiento en teoría sistemática requiere un amplio conocimiento biológico del grupo, para no caer en los errores citados en párrafos anteriores. La aplicación del criterio de posición filogenética requiere, desde mi punto de vista, un apropiado conocimiento del grupo y de Teoría Sistemática. (Cuadro 11)

CLASIFICACION

Los fines de la Clasificación Biológica

Los propósitos de la clasificación biológica son muy diversos. Algunos reclaman que su principal función es la comunicación; otros señalan que al mismo tiempo debe ser posible la recuperación de la información que es capaz de acumularse en ese sistema de palabras (clasificación), además de servir como un reservorio para seguir adicionando más información. Hay quienes piensan que la principal meta de una clasificación es la de permitir la identificación o la determinación taxonómica de modo expedito.

Otros biólogos más insisten en que hay muchas posibilidades de sistemas de clasificación igualmente necesarios según sea el campo de la biología que se esté desarrollando e incluyen a grupos de organismos bajo diversas propiedades o atributos particulares de la vida, de acuerdo a un intento de entender los fenómenos biológicos estudiados.

Hennig (1968) pensó que, efectivamente, hay muchos sistemas posibles, pero aquél que incluye fenómenos más centrales o generales de la biología, debe ser el Sistema de Referencia bajo el cual se examinen las relaciones existentes entre los distintos sistemas particulares. Incluso definió a la Sistematica, de manera muy amplia en ese sentido: "La creación de un sistema general de referencia de este tipo y la investigación de todas las relaciones existentes entre este sistema y todos los otros posibles y necesarios en la biología, es la tarea de aquella parte de la ciencia biológica que se conoce con el nombre de sistemática".

Uno de los fenómenos más centrales en la biología organísmica es la evolución, es el de ancestridad-descendencia de las unidades (especies), en donde algunas poblaciones hijas o sucesivas logran eventualmente independencia evolutiva. Las clasificaciones filogenéticas son clasificaciones biológicas que reflejan aproximadamente hipótesis referentes a la descendencia genealógica de los organismos, por ello son el sistema de referencia en el cual se contrastan otras clasificaciones posibles y necesarias en biología.

Wiley (1981) formuló una clasificación en tres tipos principales de clasificaciones: a) Clases naturales, b) Grupos históricos e individuos y c) Clases de conveniencia, siendo las del segundo tipo en donde caería el sistema de clasificación genealógico.

Los componentes de las clasificaciones son los taxa naturales: especies y grupos monofiléticos supraespecíficos; éstos reciben un nombre de acuerdo a uno de los códigos de nomenclatura biológica y son ubicados de acuerdo a sus relaciones en una jerarquía.

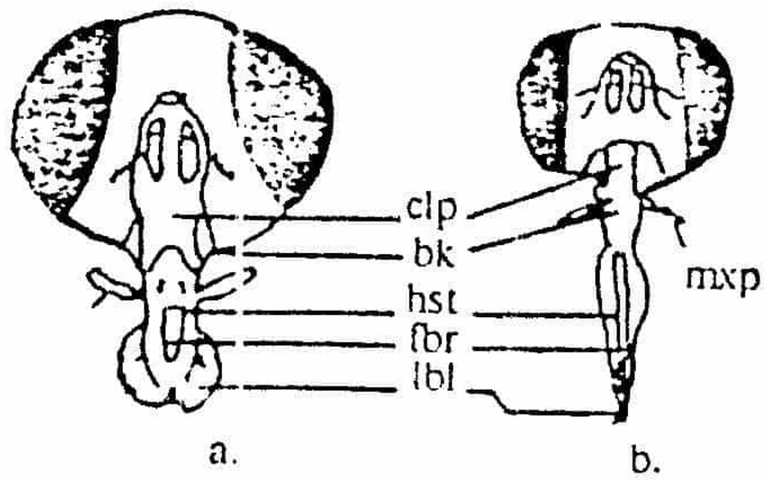
Para los cladistas las clasificaciones filogenéticas se generan directamente de la genealogía, de los cladogramas o árboles filogenéticos, en función de un conjunto de convenciones que se acuerdan entre los sistematas con el objeto de hacer comparables las clasificaciones. Para una discusión de las convenciones adoptadas en una clasificación remito al lector al libro de Wiley (1981), más adelante sólo se enumeran. Para los evolucionistas la genealogía debe tomarse en cuenta para formular las clasificaciones, pero también consideran que otros fenómenos de historia evolutiva o filogenia deben considerarse (aunque no dicen exactamente cómo y de qué modo hacerlo uniformemente y consistentemente con procesos naturales), por ejemplo: la polaridad evolutiva o dirección de cambio, la diversidad o riqueza de taxa, el número de novedades evolutivas autapomorfias en un grupo (divergencia o cantidad relativa de cambio), las relaciones cronológicas y biogeográficas de los organismos. (Cuadro 12)

Las Convenciones en la Clasificación Filogenética

Wiley (1981) señaló diez convenciones generales para la clasificación filogenética, considerando que a partir de un árbol filogenético se puede obtener directamente la clasificación. Cuando dos clasificaciones filogenéticas están basadas en un mismo árbol, se asume que es debido a que han seguido u optado por convenciones distintas, aunque ambas reflejen directamente la genealogía. Wiley (*op.cit.*) señala, adicionalmente, que en toda clasificación que incluya grupos no monofiléticos, ésto se debe especificar claramente, para que se distingan de los que se aceptan como monofiléticos.

Parte de las ventajas que deben reunir las convenciones para la clasificación filogenética, se pueden sentetizar a continuación: a) uso de nombres familiares. no numéricos o categóricos, b) estabilidad relativa sin merma del reflejo exacto de las relaciones filogenéticas, c) mínimo de redundancia, d) posibilidad de clasificación de ancestrales, híbridos y simbióticos sin afectar la clasificación de grupos descendientes, e) inclusión de distancias genéticas y propiedades biogeográficas en la clasificación.

La primera convención admitida es la jerarquía linneana anotada, definiendo a ésta como un sistema que rotula conjuntos y subconjuntos de taxa con un rango que refleja los niveles relativos de los taxa unos con otros (un esquema de subordinación de un grupo y grupos dentro de grupos). La segunda convención señala que siempre se tomarán decisiones taxonómicas mínimas para construir una clasificación o modificar una existente. La tercera dice que los taxa que forman parte asimétrica en un árbol filogenético pueden ubicarse en el mismo rango categórico y ser secuenciados en orden filogenético de origen. La cuarta convención es que a los grupos en interrelación tricotómica o politómica, se les dará rangos equivalentes y se les ubicará como *sedis mutabilis* en el nivel de la jerarquía en la cual sus interrelaciones con otros taxa es incierta. Los taxa monofiléticos recientes o fósiles de relaciones inciertas serán ubicados en la jerarquía como *incertae sedis* en el nivel donde sus relaciones sean mejor entendidas. La sexta convención señala que un conjunto parafilético o polifilético, o un grupo de status desconocido puede incluirse en una clasificación filogenética si se pone entrecomillado, tal que indique que todos los taxa incluidos sean *incertae sedis*, en el nivel de la jerarquía en el que se ubica al grupo, tales grupos no serán jerarquizados (ni jerarquía formal ni status de plesión). Conviene definir antes la séptima convención al término plesión, como un nombre de rango convenido para una especie fósil o un grupo monofilético de especies recientes. El plesión substituye a rangos categóricos y, los rangos categóricos dentro de un plesión, no pueden ser mayores al rango dentro del grupo hermano reciente del plesión. Así, la séptima convención destaca que los grupos fósiles deben ser clasificados en una forma diferente a los grupos recientes. La octava convención dice que una especie troncal de un taxón supragenérico debe clasificarse en un género monotípico y ubicado en la jerarquía entre paréntesis al lado del taxón que contien sus descendientes. La novena convención señala que un



En la figura se ilustra el criterio de posición topográfica de Remane (criterio morfológico de homología): se muestran vistas frontales de una mosca chupadora (a) *Musca* y una mosca picadora (b) *Stomoxys*. Las partes bucales rotuladas tienen las mismas posiciones topográficas aunque difieren en forma y, en algunos casos, de función. Las abreviaturas significan: bk-rostro, clp-clípeo, hst-hastelo, lbl-labelo, lbr-labro, mxp-palpo maxilar. (Tomado de Wiley, E. 1981, p. 132).

taxón de origen híbrido debe clasificarse con uno o ambos parentales y su naturaleza híbrida debe indicarse al ubicar los nombres de las especies parentales al lado del nombre del híbrido; la secuencia del taxón híbrido no lleva connotación de ramificación relativa a taxa secuenciados subsecuentemente de origen no híbrdio. La décima convención está relacionada con la información biogeográfica de los taxa que se puede incorporar a la clasificación, así como las distancias o estimados anagenéticos de la divergencia, sin alterar la secuencia que estos deban seguir por razones genealógicas.

BIBLIOGRAFIA

1. Duncan, T. y T.F. Stuessy (eds). 1984. *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of Evolutionary History*. Columbia University Press. New York. 312 pp.
2. Eldredge, N. y J. Cracraft. 1980. *Phylogenetic patterne and the evolutionary process*. Columbia University Press. New York, 346 pp.
3. Estabrook, G.T. 1977. Does common equal primitive? *Syst. Bot.* 2:36-42.
4. Hanson, E.D. 1977. *The origin and early evolution of animals*. Wesleyan University Press. Middletown. Connecticut.
5. Hennig, W. 1968. *Elementos de una Sistemática filogenética*. Editorial Buenos Aires (Manuales) Argentina. (Manuales). Argentina 356 pp.
6. Holmes, E. B. 1980. Reconsideración de algunos términos y conceptos en Sistemática. (traducción M. Prieto). *Evol. Biol.* 1 60 pp. (traducción, seminarios del posgrado Fac. Ciencias UNAM).
7. Huxley. J.S. 1940. Towards the new systematics. *En*: Huxley (Ed). *The New Systematics*. Clarendon Press, London.
8. Janvier. P. 1985. Cladistics: Theory, purpose and evolutionary implications. *en* Pollard, J.W. Edit. *Evolutionary Theory: paths into the future*. pp. 39-76. John Wiley & sons, New York.
9. Lvtrup, S. 1978. *Phylogeny of Vertebrata*. John Wiley and Sons. New York.
10. Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press. New York.
11. Mayr, E. 1969. *Principles of systematic zoology*. Mc. Graw Hill, New York.
12. Nelson, G. y N. Platnick. 1981. *Systematics and Biogeography*. Columbia University Press. New York. 567 pp.
13. Reig. O. A. 1982. *Estado actual de la Teoría de Formación de las especies animales*. Conferencia General IX Congreso Latinoamericano de Zoología. Informe final IX CLAZ Perú pp. 37-57.
14. Remane. A. 1956. *Die Grundlagen des naturlichen Systems der vergleichenden Anatomie und Phylogenetik*. 2. Geest und Portig K.G., Leipzig.
15. Ross, H. H. 1974. Biological Systematics. Ed. Addison Wesley Series. *En: Biology*. London, England, 345 pp.
16. Simpson, G.G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press. New York.
17. Templeton, A.R. 1981. Mechanisms of Speciation. A population genetic aproach. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:23-48.
18. Thompson, D.A.W. 1942. *On growth and form*. Mac Millan Co. New York.
19. Wiley, E.O., Karl R. PPopper. 1975 Systematics and Classification a Reply to Walter Bock and Other Evolutionary Taxonomists. *Syst. Zool.* 24: 233-243.
20. Wiley, E.O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.* 27: 17-29.
21. Wiley, E.O. 1981. *Philogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. Wiley-Interscience. New York. 439 pp.

APENDICE I

UN EJEMPLO EN CLADISMO

Las relaciones genealógicas de las arañas Actinopodidae
(Tomado de Wiley, E. 1981, p. 159-164)

Antecedentes: La familia Actinopodidae tiene tres géneros, este grupo es monofilético, pues por el criterio de posición filogenética (sinapomorfía por comparación del grupo externo), se sabe que los tres géneros y su ancestral hipotético poseen depresiones excavadas en la *sigilla* posterior de las hembras, innovación evolutiva exclusiva de estos migalomorfos. Una apomorfía adicional de Actinopodidae es la condición de ojos esparcidos en el área anterior del prosoma, sin embargo ésto lo comparete con miembros de la familia Migidae, pero no se comparte con ningún otro migalomorfo, de tal modo que se puede considerar una sinapomorfía que prueba la monofilia de Migidae + Actinopodidae; pero ningún mígido está más estrechamente relacionado a los tres géneros actinopódidos que con otro mígido, pues en éstos los quelíceros son verticalmente inclinados, todo ello permite concluir: 1. Los Actinopodidae son un grupo monofilético. 2. Migidae es el grupo hermano de Actinopodidae y 3. Los Migidae son un grupo monofilético. EL PROBLEMA: los géneros de Actinopodidae son: *Neocteniza, Actinopus* y *Missulena* ¿Cuál es el grupo hermano de *Missulena*? ésto es en términos gráficos y más amplios ¿cuáles son las relaciones genealógicas entre los géneros de Actinopodidae? Existen cuatro alternativas (Diagrama 1)

En cualquiera de las tres escuelas contemporáneas en sistemática se estudiarían las muestras (ejemplares de los tres géneros y mígidos) y confeccionarían una tabla o matriz de caracteres vs. géneros. En la escuela feneticista sería vs. UTO (Unidades Taxonómicas Operacionales) en donde se "levantarían los caracteres para formar los vectores de cada UTO, considerando todos los caracteres sin peso alguno". Los evolucionistas y los cladistas sólo considerarían algunos caracteres, pero los cladistas buscarían aquellos caracteres de la generalidad apropiada para el nivel de universalidad bajo estudio, esto es, aquellos caracteres que sirvieran para examinar las hipótesis filogenéticas bajo estudio que serían los cladogramas de las figuras anteriores (a-d), los evolucionistas buscarían en los caracteres el pesaje de la similitud, los cladistas buscarían en los caracteres su genealogía. Así Platnick y Shadab (1976), presentarían la tabulación de datos siguiente con las apomorfías en itálicas: (Tabla 1)

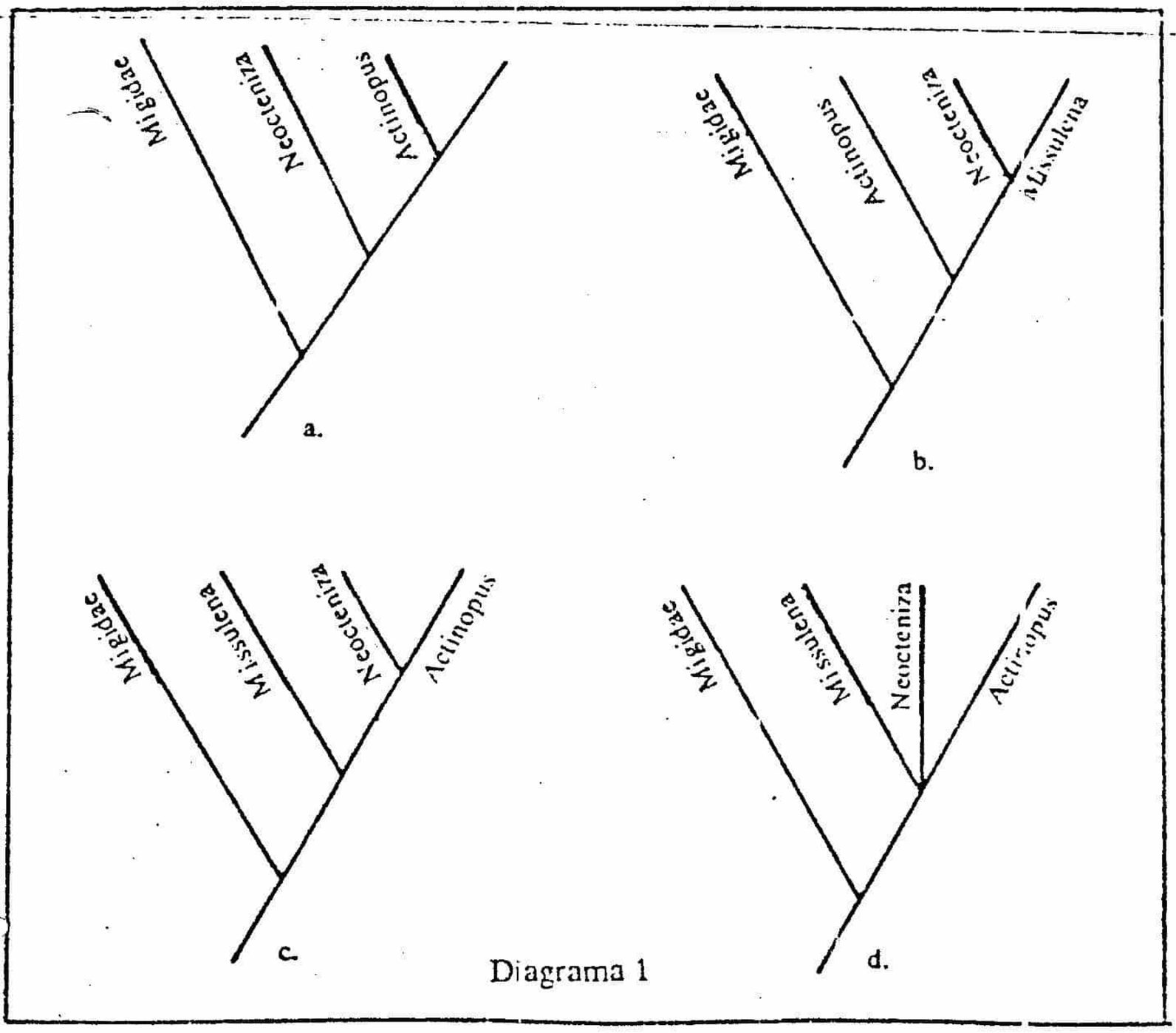


Diagrama 1

TABLA I

(*Amer. Mus. Novit.* 2603: 1-19)

Carácter	Grupo externo (*Migidae*)	*Neoctenida*	*Actinopus*	*Missulena*
1. Coloración de patas de machos.	Uniformes	Con diseño	Uniformes	Uniformes
2. Prolongación sobre el fémur IV	Ausente	Presentes	Ausentes	Ausentes
3. Metatarsos anteriores de machos	Espinas apicales largas ausentes	Espinas apicales largas presentes	Espinas apicales largas ausentes	Espinas apicales largas ausentes
4. Tibias de los pedipalpos de machos	Elongadas	Engrosadas	Elongadas	Elongadas
5. Émbolos	Cortos	Largos	Cortos	Cortos
6. Labios de las hembras	Con espínulas	Sin espínulas	Con espínulas	Con espínulas
7. *Bursae copulatrix* esclerosada	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
8. Espermateca	Corta y recta	Larga y sinuosa	Corta y recta	Corta y recta
9. Pars "cefálico" de machos	Aplanado	Aplanado	Ampliamente levantado	Ampliamente levantado
10. Hendidura torácica	Curvada (recurvada)	Curvada (recurvada)	Muy curvada (procurvada)	Muy curvada (procurvada)
11. Labio	Líneas de sutura	Líneas de sutura	Sin líneas de sutura	Sin líneas de sutura
12. Sigilla posterior de machos	Placas aplanadas	Placas aplanadas	Depresión excavada	Depresión excavada
13. Tarsos posteriores de machos	No escopulados	No escopulados	Escopulados	No escopulados
14. Tibia III	Cresta apical ausente	Cresta apical ausente	Cresta apical presente	Cresta apical presente
15. Tarsos posteriores	No armados	No armados	Armados	Armados
16. Maxilas de machos	Armados	Armados	No armados	Armados
17. Uñas tarsales pareadas de machos	Multidentadas	Multidentadas	Unidentadas	Multidentadas
18. Tibia IV	Espinas solas	Espinas solas	Espinas solas	Prolongaciones
19. Márgenes del esclerito dorsal prosomal anterior de machos	Aplanados	Aplanados	Aplanados	Doblados

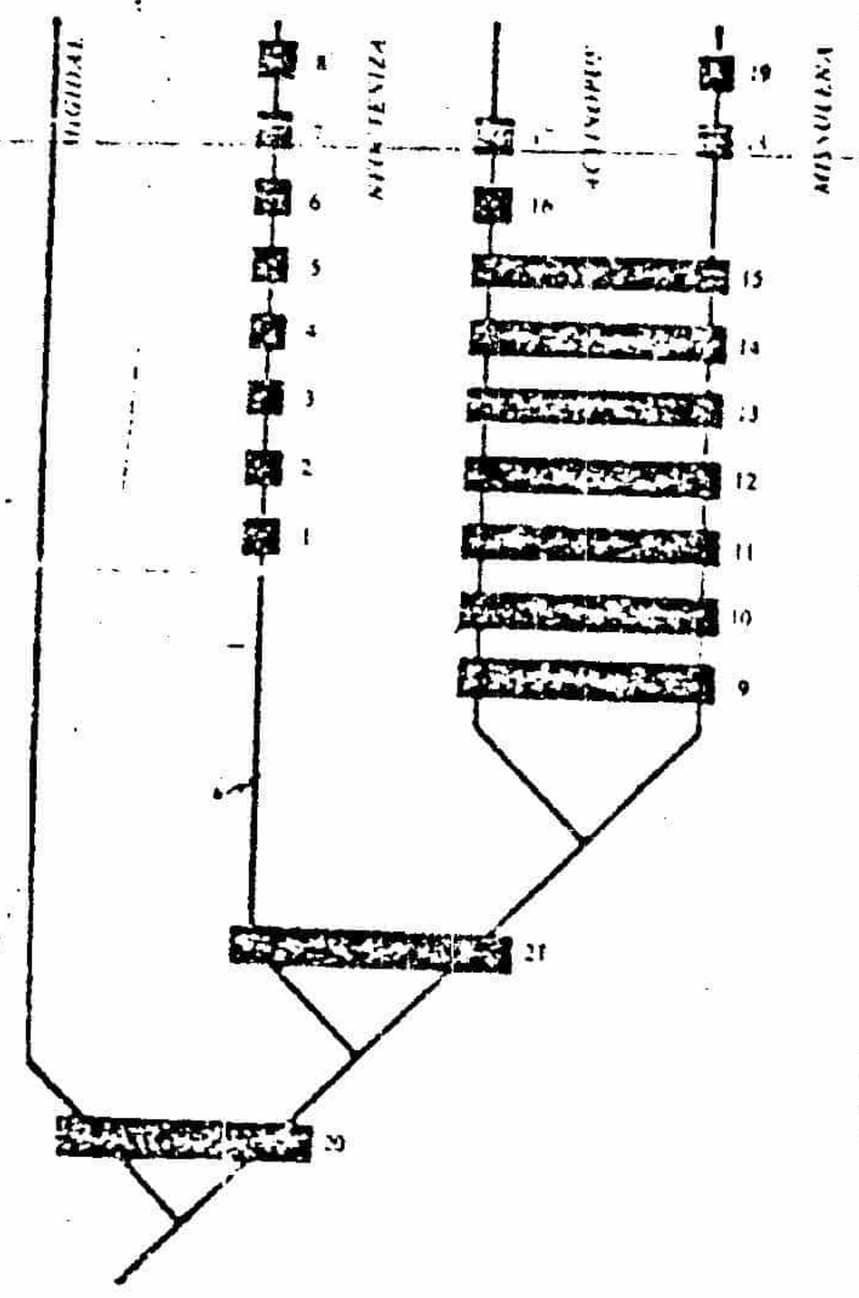
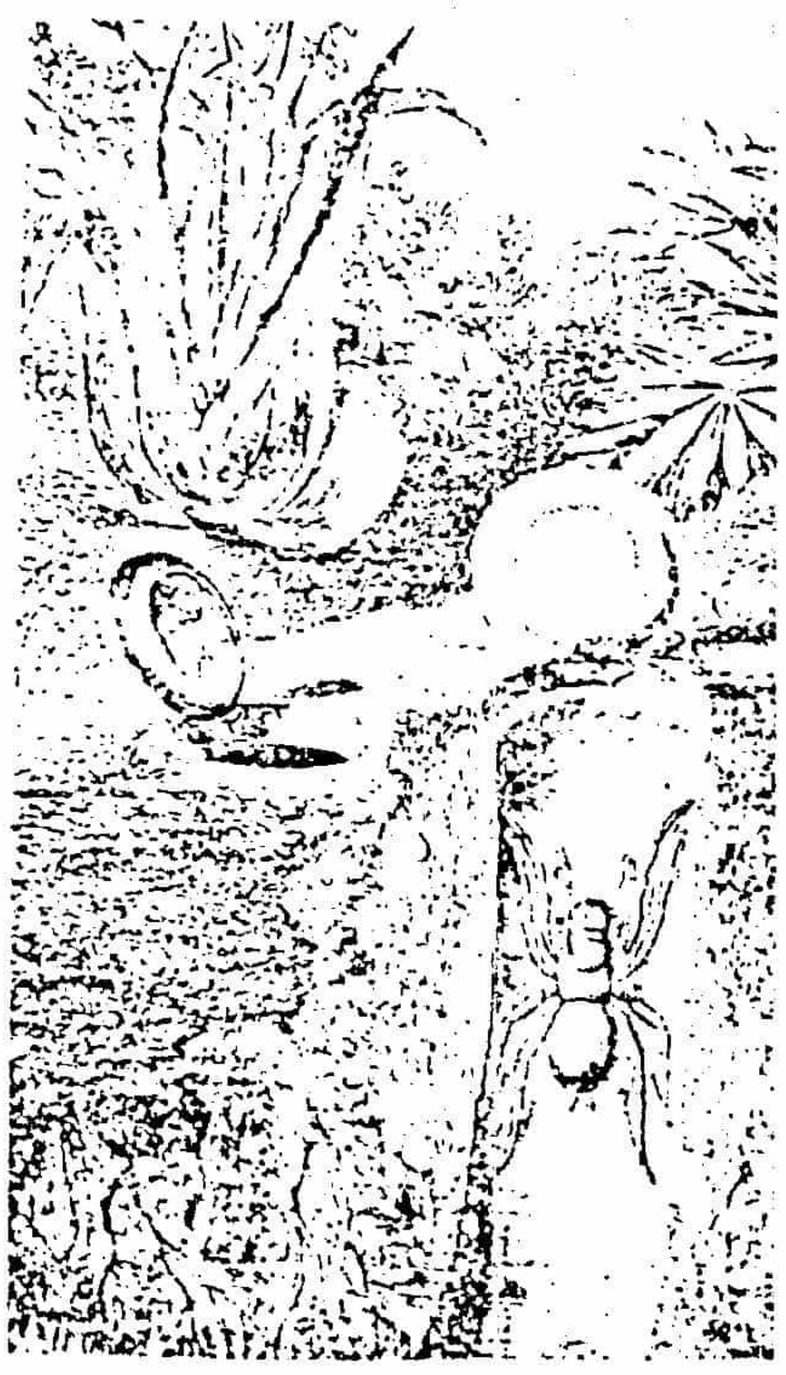


Diagrama 2. El carácter 21 es la presencia de presiones excavadas sobre la sigilla posterior de las hembras (sinapomorfía que une a *Neoctenida* con el ancestral del grupo hermano *Actinopus* y *Missulena*) y, el caracter 20 es la condición de ojos dispersos en una sinapomorfía para Migidae + Actinopodoidae.

Desde luego se asume que los caracteres examinados en los tres géneros de Actinopodidae y en Migidae como grupo externo, cumplen con los criterios de homología morfológica previamente señalados, ya que los cladistas determinarían con base en la tabulación, esencialmente, las homologías simplesiomórficas y las homologías sinapomórficas, al examinar la distribución de los caracteres entre los géneros y el grupo externo.

1. Carácter compartido entre uno de los géneros y Migidae: plesiomórfico, pero su carácter alternativo es apomórfico (sinapomórfico para los géneros que lo compartían y autapomórfico para el ancestral de éstos).

Los caracteres que son de utilidad para el problema son:

2. El carácter se encuentra sólo en uno de los géneros y ausente en el grupo externo: apomórfico (autapomórfico para el género y sinapomórfico para las especies del género que lo comparten).

Examinando la distribución de los caracteres se tendría que apoyar la alternativa (a), pues es la más justificada en términos de sinapomorfías, en donde *Missulena* y *Actinopus* son grupos hermanos (véase el diagrama 2).